BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

139

N° 209 JANVIER - FÉVRIER 1974

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestriclle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Scicnce.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1974

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3[e] série, n° 209, janvier-février 1974, Zoologie 139

Morphogenèse sexuelle de quelques Brachyoures (Cyclométopes) au cours du développement embryonnaire, larvaire et postlarvaire [1]

par Geneviève Payen *

Résumé. — L'étude descriptive des principales étapes de la morphogenèse sexuelle réalisée pour la première fois chez quelques Crabes Cyclométopes au cours du développement embryonnaire, larvaire et postlarvaire a permis de décrire la sexualisation de l'appareil génital et des pléopodes.

Pendant la vie embryonnaire et les stades larvaires, l'appareil génital apparaît totalement indifférencié : il est constitué de quelques protogonies et de rares cellules mésodermiques ; il acquiert les ébauches d'une paire de gonoductes, identiques chez tous les individus au stade mégalope. L'appareil génital reste indifférencié durant les deux premiers stades postlarvaires. En revanche, dès le stade Crabe II, il est possible de reconnaître le sexe chez *Callinectes sapidus* et *Rhithropanopeus harrisii* : présence de la première paire de pléopodes (Pl_1) et absence d'invagination de l'ectoderme ventral sur le 6[e] segment thoracique (ouvertures génitales femelles) chez les mâles ; situation inverse pour les femelles. Chez *Menippe mercenaria* le sexe se reconnaît également au stade II mais uniquement d'après l'existence ou la non existence des ouvertures femelles ; la différenciation des Pl_1 ne survient qu'au stade IV. Au 3[e] stade, pour les trois espèces examinées, l'unique paire de voies déférentes mésodermiques s'oriente soit vers le 6[e] segment thoracique (cas des femelles), soit vers le 8[e] (cas des mâles) ; chez les femelles ont été démontrés : 1) le développement d'un diverticule postérieur prolongeant les gonades ; 2) une double constitution ectodermique et mésodermique des voies génitales. Après le 3[e] stade postlarvaire, la poursuite de la réalisation du dimorphisme des caractères sexuels externes et internes s'étend sur un nombre d'intermues qui varie selon l'espèce considérée. L'ovogenèse démarre toujours plus précocement que la spermatogenèse ; l'évolution des ovocytes au cours de la prévitellogenèse et l'individualisation d'une zone ovarienne particulière ont été étudiées.

Il n'a pas été possible de déceler une ébauche de glande androgène avant le début de la différenciation mâle. Quand cette glande devient visible, des modifications synchrones s'effectuent au niveau des spermiductes (formations de circonvolutions), des ouvertures mâles (poussées des apophyses génitales) et des gonopodes (creusement d'une gouttière ventrale sur Pl_1, disparition complète de l'exopodite sur Pl_2).

Le problème posé par la précocité de la différenciation sexuelle externe par rapport à celle de la glande androgène est discuté.

Abstract. — Sexual morphogenesis in Cyclometopa Crabs during embryonic, larval and postlarval development.

This descriptive study of the main stages of the sexual morphogenesis concerns the sexualisation of both genital apparatus and pleopods in a few Cyclometopa Crabs during embryonic, larval and postlarval development.

1. Cet article constitue une partie d'un mémoire de thèse qui a été présenté à l'Université Paris VI en vue de l'obtention du Doctorat d'État ès-Sciences naturelles.

* Laboratoire Sexualité et Reproduction des Invertébrés, Équipe de Recherche Associée au CNRS n° 409, Université Paris VI, 4, place Jussieu, tour 32, 75230 Paris Cédex 05, et Duke University Marine Laboratory, Beaufort, North Carolina 28516, USA.

During embryonic life and larval stages, the genital apparatus appears completely undifferentiated : it is made up of some protogonia and a few mesodermal cells ; it gives rise to the anlagen of a pair of gonoducts at the megalopa stage. The genital apparatus is undifferentiated during the first two postlarval stages. On the other hand, from Crab stage II, it is possible to recognize the sex of *Callinectes sapidus* and *Rhithropanopeus harrisii* by the presence of the first pair of pleopods (Pl_1) and absence of ventral ectodermal invagination on the 6th thoracic segment (female genital openings) in males ; reciprocally in the females. In *Menippe mercenaria*, the sex is recognizable at Crab stage II but only from the existence or non existence of the female openings ; the differentiation of Pl_1 does not appear before stage IV. By the IIIrd instar, in the three mentioned species, the only pair of mesodermal gonoducts moves towards either the 6th thoracic segment, in case of females, or the 8th, in case of males. In the females, it has been demonstrated that the gonads extend posteriorly as diverticula and the gonoducts arise from the mesoderm and ectoderm. After this Crab stage III dimorphism of both external and internal sex characters occurs in a number of instars depending on the species.

Onset of ovogenesis is always more precocious than the onset of spermatogenesis ; the evolution of oocytes during previtellogenesis and individualization of a particular ovarian area are described.

It has not been possible to find an anlage of the androgenic gland before the beginning of the male differentiation. When this gland becomes visible, synchronous modifications take place at the level of spermducts (formation of constrictions), male openings (differentiation of genital apophysis) and gonopods (appearance of a ventral groove on Pl_1, complete disappearance of the exopodite of Pl_2).

The problem posed by the precocity of external sexual differentiation before the differentiation of the androgenic gland is discussed.

SOMMAIRE

INTRODUCTION [1]

L'établissement de la différenciation sexuelle de l'appareil génital des Amphipodes et des Isopodes (Malacostracés Péracarides) est aujourd'hui relativement bien connu grâce aux observations effectuées pendant la vie embryonnaire et postembryonnaire (Payen, 1973 : 187-188). L'existence d'une étape indifférenciée pendant laquelle tous les jeunes individus possèdent les ébauches des voies déférentes des deux sexes ainsi que les ébauches des glandes androgènes est le fait le plus marquant (Graf, 1958 ; Charniaux-Cotton, 1959 ; Zerbib, 1964 ; Legrand et Vandel, 1948 ; Juchault, 1966). La réalisation des sexes mâle et femelle est due au développement ou à l'absence de développement des ébauches androgènes qui sont elles-mêmes sous la responsabilité des systèmes génétiques (Charniaux-Cotton, 1964).

Chez les Décapodes (Malacostracés Eucarides) les recherches sur la morphogenèse sexuelle sont restées limitées à quelques descriptions d'ébauches génitales embryonnaires (Payen, 1973 : 189) et d'appareils génitaux de Crabes juvéniles [*Eriocheir sinensis* (Hoestlandt, 1948), *Carcinus maenas* (Demeusy, 1960)] d'âge et de stade approximatifs, conservés en laboratoire pendant un temps restreint. Les autres observations se rapportent surtout à la morphologie des appareils reproducteurs d'animaux pubères (Balls, 1944). Aucun de ces travaux n'apporte de précisions sur les modalités de la croissance complète de l'appareil génital des Décapodes gonochoriques à développement larvaire. Chez le Macroure *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* à développement condensé nous avons donné pour la première fois une analyse détaillée de la morphogenèse sexuelle (Payen, 1973) qui sera rappelée au cours de cet article.

L'étude de l'organogenèse sexuelle a été poursuivie sur quelques Décapodes à développement larvaire ; cette étude exige le sacrifice de nombreux animaux aux divers stades de leur évolution et nécessite la mise au point d'élevages de larves et de postlarves. L'aide précieuse d'un spécialiste des élevages larvaires, le Pr Costlow, nous a permis de surmonter les difficultés techniques dans ce domaine. Les observations ont été entreprises d'une manière approfondie chez deux Brachyoures de familles différentes : *Callinectes sapidus* Rathbun et *Rhithropanopeus harrisii* (Gould). Deux autres Crabes des mêmes familles : *Carcinus maenas* Linné et *Menippe mercenaria* (Say), dont l'élevage n'a pas été réalisé de façon continue, ont été étudiés plus sommairement. En outre, bien que nous ne nous proposions pas d'étudier les étapes de l'organogenèse sexuelle des Crevettes — qui feront l'objet d'une publication ultérieure — la possibilité de disposer en abondance de certaines espèces nous a permis d'établir des comparaisons avec les Brachyoures. Les données des auteurs ont également été confrontées avec nos propres examens.

Ce mémoire retrace la morphogenèse de l'appareil génital et celle des pléopodes de quelques Crabes sacrifiés entre la fin de la vie embryonnaire et divers stades de la croissance postlarvaire où la différenciation sexuelle est bien établie (démarrage des gamétogenèses mâle et femelle ; évolution du dimorphisme des pléopodes). Les résultats des observations nous ont amenée à discuter du contrôle de la différenciation sexuelle.

1. Une partie de ce travail a bénéficié de l'aide apportée par un contrat entre « United States Office of Naval Research, Department of the Navy » et Duke University NR 104-194.

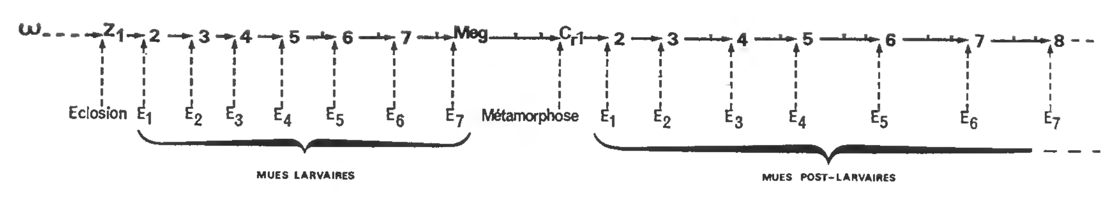
MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Quatre espèces de Décapodes Reptantia Brachyoures Brachyrhynques ont été utilisées pour ce travail. Elles appartiennent à deux familles de Cyclométopes : les Portunidae (*Callinectes sapidus* Rathbun et *Carcinus maenas* Linné) et les Xanthidae [*Rhithropanopeus harrisii* (Gould) et *Menippe mercenaria* (Say)]. Nous avons adjoint à ces quatre Reptantia, trois Natantia Caridea appartenant aux familles des Hyppolytidae (*Lysmata seticaudata* Risso), des Alpheidae (*Alpheus dentipes* Guérin) et des Processidae [*Processa edulis* (Risso)].

Méthodes d'élevage

Le Crabe bleu *Callinectes sapidus* Rathbun a été élevé au laboratoire de Beaufort depuis l'éclosion jusqu'au 8e stade postlarvaire selon les techniques de Costlow et Bookhout (1959) dans les conditions d'élevage de moindre mortalité suivantes : température, 25°C ; salinité, 30 $^{0}/_{00}$; photopériode continue de 14h/24. Pendant les stades larvaires, la nourriture se compose de jeunes *nauplius* d'*Artemia salina* alternés avec des œufs d'*Arbacia punctulata*. Après la métamorphose, des *nauplius* âgés d'*Artémia* sont mélangés à des petits fragments de muscles de poissons dilacérés. Les animaux sont élevés séparément en boîtes de plastique compartimentées et l'alimentation est donnée tous les deux jours avant le renouvellement de l'eau. Plusieurs centaines de *C. sapidus* se sont ainsi développés et ont successivement franchi sept stades zoé, un stade mégalope et huit stades Crabe pour les animaux sacrifiés les derniers, soit environ trois mois après l'éclosion.

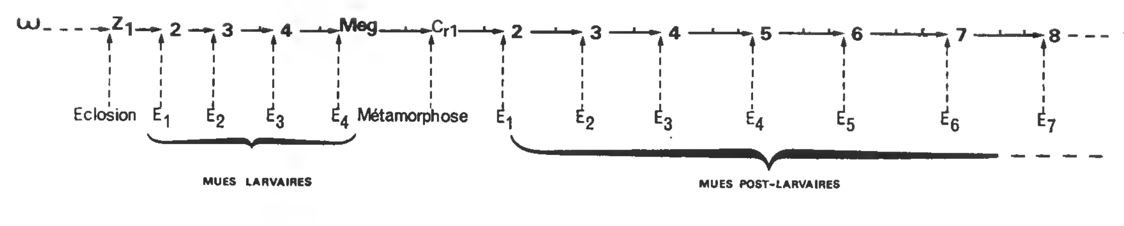
Le schéma suivant récapitule le temps moyen de développement larvaire et postlarvaire de *C. sapidus*.



Rhithropanopeus harrisii (Gould) a été également élevé au laboratoire de Beaufort jusqu'au 8e stade postlarvaire dans les conditions optimales d'élevage trouvées par Costlow, Bookhout et Monroe (1966) : température, 25°C ; salinité, 25 $^{0}/_{00}$; photopériode de 14h/24 ; même nourriture que pour *C. sapidus*. Quatre stades zoé, un stade mégalope

et huit stades Crabe ont été dénombrés pendant la période de nos observations c'est-à-dire environ trois mois.

Le temps moyen de développement larvaire et postlarvaire de *R. harrisii* est retracé sur le schéma suivant :



Menippe mercenaria (Say) élevé au laboratoire dans les conditions indiquées en 1970 par Ong et Costlow (température, 30°C ; salinité, 35 ‰ ; photopériode de 14h/24) a été étudié moins longtemps que *R. harrisii* et *C. sapidus*. Notons que ce Crabe présente l'avantageuse particularité de ne comporter que cinq stades zoé et une mégalope qui se succèdent très rapidement. En effet, il est possible d'obtenir des mégalopes environ 14 jours après l'éclosion et les premiers stades Crabe à partir du 21e jour.

Carcinus maenas Linné n'a pas été élevé au laboratoire et n'a été examiné qu'après la métamorphose (passage du stade mégalope au 1er stade Crabe). Les très jeunes Crabes furent recherchés à marée basse aux alentours de la Station maritime de Luc-sur-Mer (Calvados). Leur rang de mue ne pouvant être connu, la mesure de référence est la longueur du céphalothorax mesurée au pied à coulisse suivant le plan de symétrie entre la pointe frontale médiane et le milieu du bord postérieur de la carapace ; ainsi, nous avons étudié une centaine de Crabes de 2,5 à 9 mm de longueur céphalothoracique. Les animaux qui ont été conservés au laboratoire furent maintenus isolés en boîtes de plastique dans lesquelles des algues (*Ulva lactuca* et *Ascophyllum nodosum*) étaient ajoutées en petite quantité pour leur procurer un certain abri au moment des exuviations.

La Crevette *Lysmata sedicaudata* Risso n'a été observée au Laboratoire Arago (Pyrénées-Orientales) qu'en fin de développement embryonnaire. Les œufs, une fois prélevés sur des femelles ovigères par section des endopodites des pléopodes (sur les soies desquelles ils sont attachés), ont été fixés pour les études histologiques.

Les larves des autres Crevettes, *Alphaeus dentipes* Guérin et *Processa edulis* (Risso) dont il sera parlé brièvement dans cet exposé, ont été récoltées par chalutage dans le plancton côtier de la région de Banyuls-sur-Mer. Comme l'a signalé Thiriot (1970), ces larves se trouvent surtout dans la zone néritique correspondant à des fonds de 40 à 70 m. Une vingtaine d'animaux ayant franchi la métamorphose au laboratoire, nous les avons sacrifiés au premier stade postlarvaire.

Techniques histologiques

Les œufs des Crabes et des Crevettes proches de l'éclosion ont été fixés au Halmi. Étant donné leur petitesse (diamètres moyens de 500 $\mu \times 350$ μ) nous n'avons pu les disséquer pour isoler l'embryon du vitellus comme il l'avait été fait pour ceux (diamètre 2 000 μ) d'Écrevisse (Payen, 1973). Les œufs ont donc été inclus et coupés en entier. Les colorations topographiques les plus utilisées furent l'hématoxyline de Groat associée soit au picro-indigo-carmin, soit à l'éosine vert lumière, soit au ponceau de xylidine et l'Azan de Heidenhain.

Les zoés, les Mégalopes et les deux premiers stades postlarvaires des Crabes ont été étudiés sur coupes histologiques. Les animaux furent fixés en entier soit au Halmi, soit au Bouin alcoolique, puis coupés transversalement et sagittalement à 5 μ. La fixation des animaux de rang de mue supérieur a été améliorée par l'enlèvement de la carapace et des pattes marcheuses. A partir du stade IV (Cr_4) l'appareil génital devient disséquable et des préparations in toto ont pu être réalisées ; aux stades antérieurs il est très délicat de prélever l'appareil génital sans l'endommager. Les coupes ont été colorées de la même manière que celles des œufs. Le carmin aluné a été employé pour les montages d'appareils génitaux complètement disséqués.

L'étude des appendices abdominaux des stades postlarvaires a été réalisée sur des spécimens vivants et sur des exuvies. Des examens complémentaires ont été faits sur des appendices disséqués dans de l'éthylène glycol ou du polyvinyl-lactophénol teinté par de l'encre.

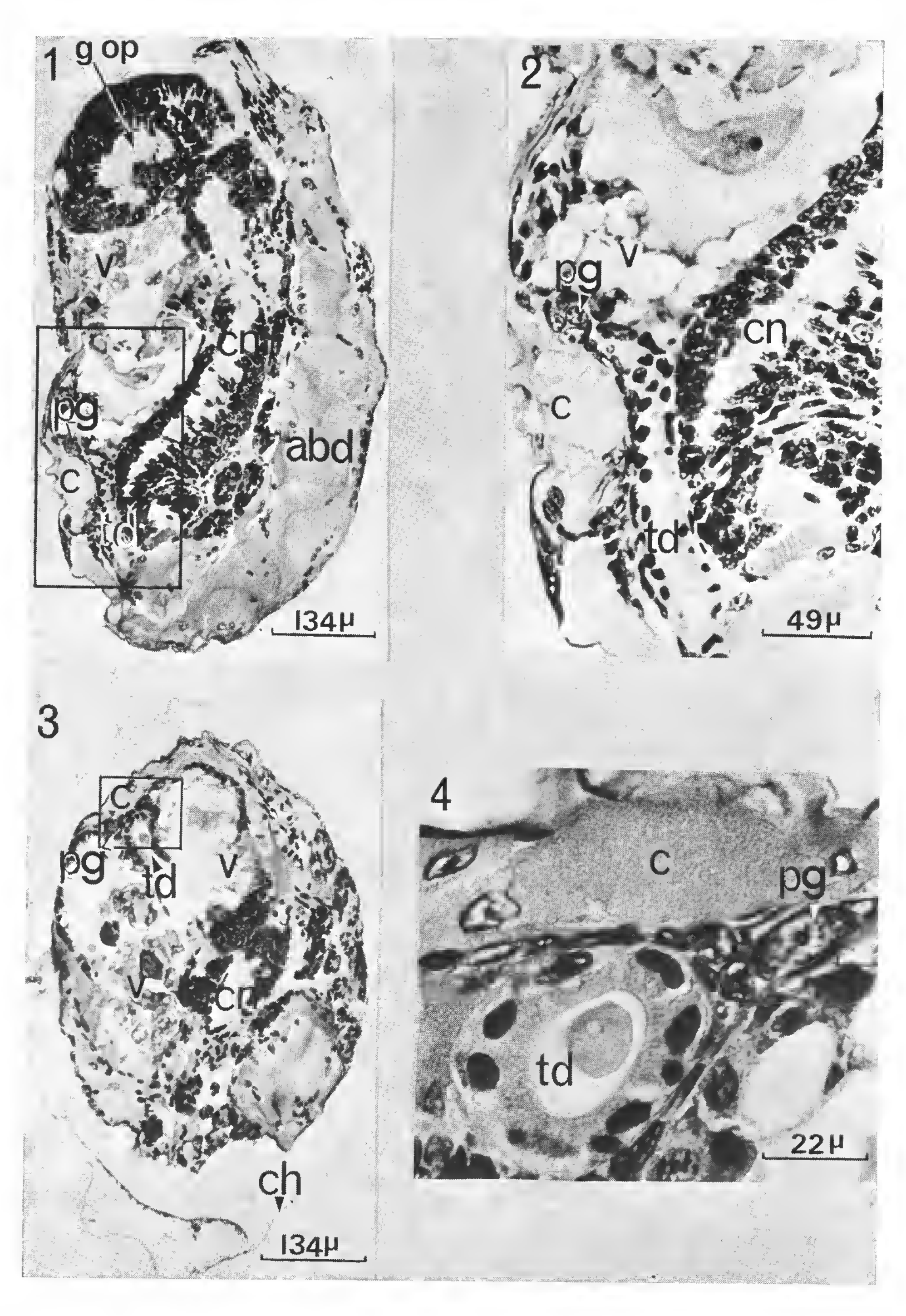
Les descriptions données au cours de ce travail sont basées sur l'observation d'une dizaine d'animaux pour chaque stade larvaire et postlarvaire.

ANALYSE DES OBSERVATIONS

Nos observations seront exposées espèce par espèce puis comparées dans un paragraphe final de synthèse ; elles concernent les étapes de la différenciation et de l'évolution des gonades, des voies déférentes mâles et femelles, des glandes androgènes et des pléopodes, vers leur réalisation définitive. Il nous a parfois paru utile d'ajouter l'anatomie macroscopique et microscopique des caractères sexuels adultes des espèces considérées afin de mieux élucider leur organogenèse.

I. ORGANOGENÈSE GÉNITALE CHEZ LES EMBRYONS DE CRABES ; COMPARAISON AVEC LES CREVETTES

Le stade zoé étant un stade d'éclosion commun aux Crabes et aux Crevettes Caridea, il en résulte que les embryons de ces Malacostracés présentent une organisation interne



(Voir légende page 210.)

tout à fait semblable en fin de développement embryonnaire. Dix jours avant l'éclosion, l'ébauche génitale peut être décelée aussi bien chez *Carcinus maenas* que chez *Lysmata seticaudata*. Les résultats histologiques étant apparus plus satisfaisants chez cette dernière espèce, ils feront seuls l'objet de l'illustration.

Deux massifs de trois à quatre cellules germinales chacun et localisés sous le septum péricardial, dans la région antérieure du cœur (au niveau du 2e segment thoracique), constituent l'ébauche génitale embryonnaire (pl. I, 1). Précisons que ces petits massifs, apparemment dépourvus d'enveloppe conjonctive (pl. I, 2) sont nettement situés de part et d'autre du tube digestif (pl. I, 3, 4). Quelques rares cellules mésodermiques aux noyaux ovoïdes d'environ $3\,\mu \times 2\,\mu$ de diamètre peuvent être distinguées parmi les protogonies aisément repérables à leur gros noyau clair ($13\,\mu$ de diamètre) à chromatine granuleuse rassemblée en petits amas périphériques. Dans la zone centrale du noyau on remarque souvent un nucléole important (pl. I, 2, 4) accompagné ou non d'un à deux autres nucléoles plus petits.

Outre *C. maenas* et *L. seticaudata*, une organisation semblable de l'ébauche génitale a été observée chez les embryons âgés de *C. sapidus* et *R. harrisii* ; il est intéressant de remarquer qu'elle se rapproche également de celle qui a été décrite chez d'autres embryons de Décapodes : *Palaemonetes varians* (Allen, 1893 ; Weygoldt, 1961), *Leander serratus* (Sollaud, 1923), *Caridina laevis* (Nair, 1949), *Panulirus japonicus* (Shiino, 1950), *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* (Payen, 1973) et *Maja squinado* (Lang, 1973).

PLANCHE I (p. 209)

Embryons de *Lysmata seticaudata* âgés d'environ 10 jours avant l'éclosion.

1. — Coupe sagittale de l'ensemble d'un embryon.
2. — Détail de la région encadrée sur la figure 1 et montrant la position de l'ébauche génitale sous la région antérieure du cœur.
3. — Coupe transversale dans la région cardiaque.
4. — Détail d'une protogonie localisée dans la zone encadrée sur la figure 3 ; remarquer le gros nucléole central.

abd : abdomen ; c : cœur ; ch : chorion ; cn : chaîne nerveuse ; g op : ganglions optiques ; pg : protogonie ; td : tube digestif ; v : vitellus.

(*Phot. A.-R. Devez.*)

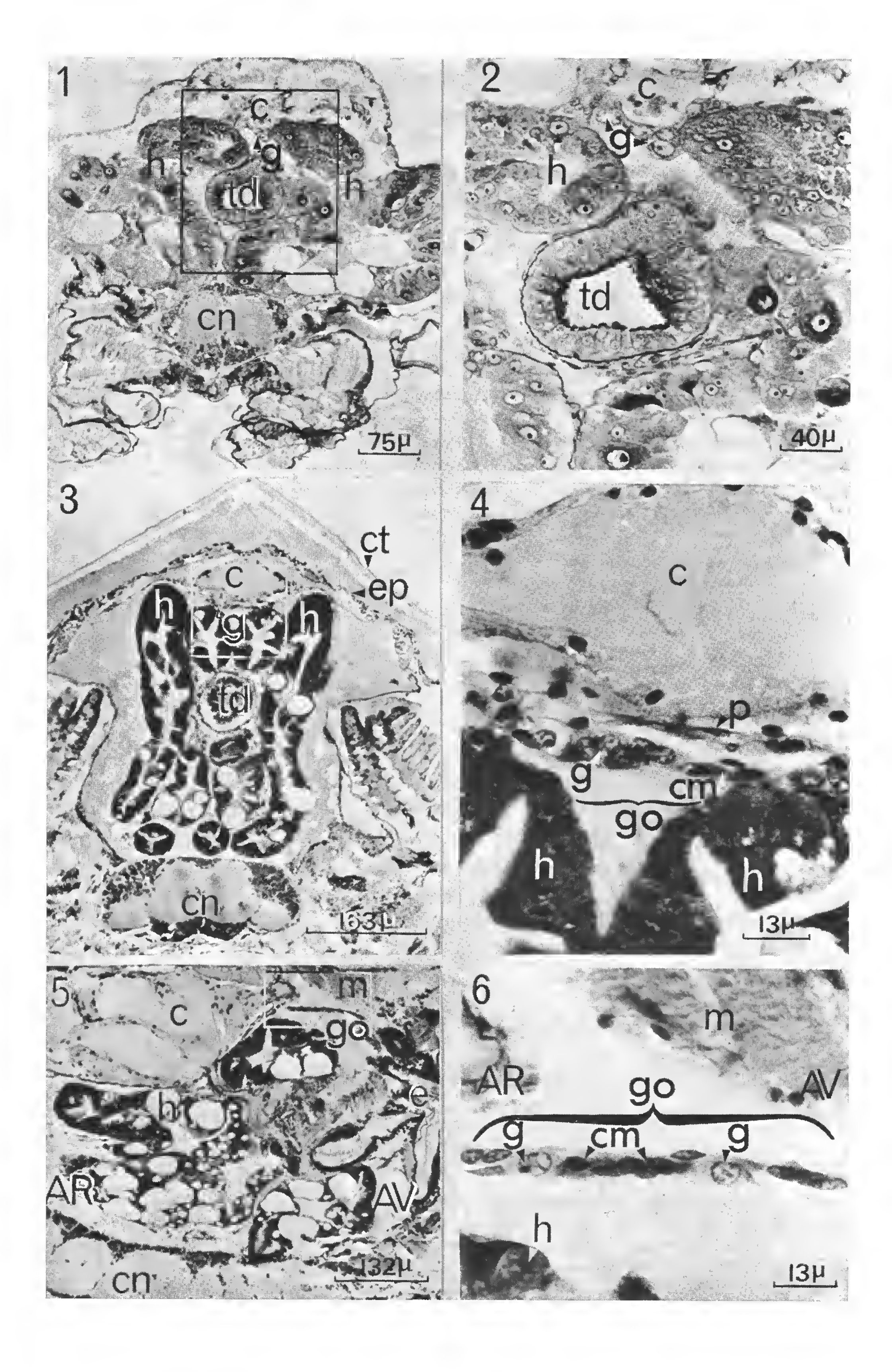
PLANCHE II

Appareil génital des larves de *Callinectes sapidus*.

1. — Coupe transversale dans la région cardiaque d'une zoé à la 6e intermue (Z_6).
2. — Détail de la région encadrée sur la figure 1. L'appareil génital n'est encore constitué que de quelques gonies apparaissant suspendues au plancher péricardial.
3. — Coupe transversale d'une mégalope dans la région antérieure du cœur, au niveau du pont reliant les ébauches des gonades entre elles.
4. — Détail de la zone encadrée sur la figure 3 et montrant la nature gonadique du pont par la présence de gonies et de cellules mésodermiques.
5, 6. — Coupe sagittale d'une mégalope mettant en évidence la structure anatomique et histologique de la jeune gonade qui ne contient que des gonies et des cellules mésodermiques (fig. 6).

AR : arrière ; AV : avant ; c : cœur ; cm : cellule mésodermique ; cn : chaîne nerveuse ; ct : cuticule ; e : estomac (proventricule) ; ep : épithélium ectodermique ; g : gonie ; go : gonade ; h : hépatopancréas (glande digestive) ; m : muscle ; p : péricarde ; td : tube digestif.

(*Phot. A.-R. Devez.*)



1
c
g
h
td
h
cn
75μ
2
c
g
h
td
40μ
3
ct
c
ep
h
g
h
td
cn
163μ
4
c
p
g
cm
go
h
h
13μ
5
m
c
go
h
e
AR
AV
cn
132μ
6
m
AR
go
AV
g
cm
g
h
13μ

II. MORPHOGENÈSE SEXUELLE CHEZ LES LARVES

A. — DÉVELOPPEMENT DE L'ÉBAUCHE GÉNITALE

1. Zoés

Des zoés de *C. sapidus* ont été sacrifiées aux différentes étapes de leur développement, c'est-à-dire pendant les sept intermues qu'elles subissent et que nous avons appelées Z_1, Z_2, Z_3, Z_4, Z_5, Z_6 et Z_7. L'ébauche génitale ne présentant pas d'évolution sensible au cours des premières mues, nous avons choisi les stades Z_3 puis Z_7 pour décrire l'aspect du futur appareil génital (pl. II, 1, 2). Au troisième stade zoé (Z_3), celui-ci présente deux îlots identiques de quatre à six cellules germinales, situés sous le cœur et répartis de part et d'autre du tube digestif. Les protogonies sont analogues à celles qui ont été décrites précédemment chez les embryons âgés. Il en est de même pour les cellules mésodermiques qui sont peu nombreuses. Aucune enveloppe conjonctive n'apparaît limiter ces ébauches de gonades dont les coupes histologiques montrent un rapprochement de leur région postérieure. Nous avons retrouvé une localisation et une morphologie semblables de l'ébauche génitale chez le Crabe *Rhithropanopeus harrisii* au stade Z_2. De plus, des observations faites chez les premières zoés de quelques Anomoures : les Paguridea des genres *Diogenes* et *Eupagurus*, les Galatheidea du genre *Galathea* ainsi que le Brachyoure Corystoidea du genre *Corystes* (DE SAINT-LAURENT, communication orale) nous permettent d'en déduire un plan d'organisation simple et commun pour les zoés des Décapodes (fig. 1a).

Au stade Z_7 l'ébauche génitale de *C. sapidus* apparaît plus étendue qu'aux stades précédents. Les régions postérieures des îlots de cellules germinales sont réunies par une anastomose. De plus, on observe très souvent une accumulation de cellules somatiques faisant suite à chaque îlot de protogonies, lesquelles peuvent présenter des figures de mitoses. Nous verrons plus loin que cette condensation de cellules somatiques n'est autre que l'ébauche des futurs conduits génitaux. Une configuration analogue de l'appareil génital existe au dernier stade zoé de *R. harrisii* (Z_4) et peut probablement être étendue aux zoés âgées d'autres Décapodes (fig. 1b).

PLANCHE III

Appareil génital de *C. sapidus* et *R. harrisii* au stade mégalope.

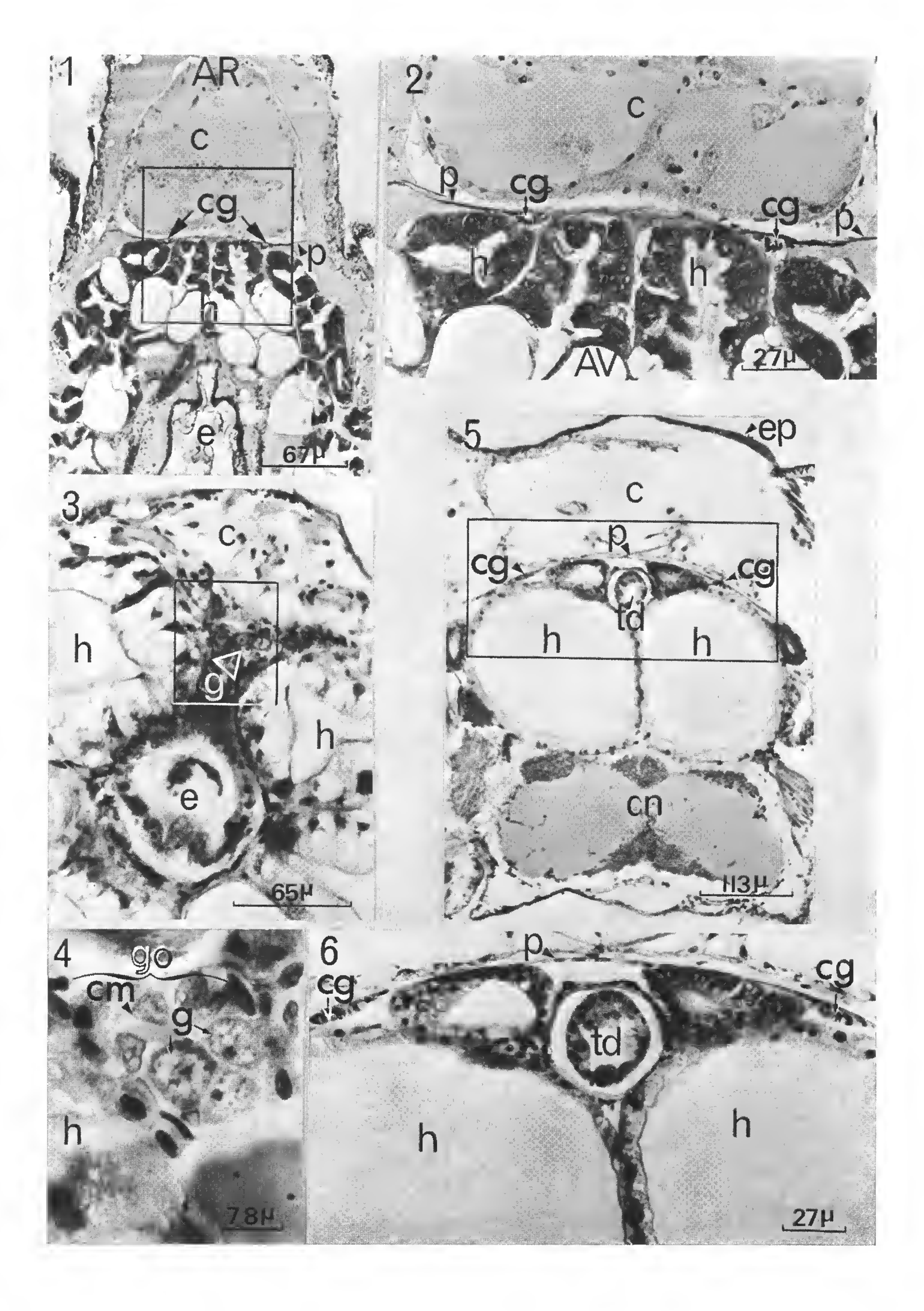
1, 2. — Coupe frontale de *C. sapidus* (fig. 1) et détail de la région des conduits génitaux (fig. 2). Une petite lumière centrale se distingue nettement.

3, 4. — Coupe transversale de *R. harrisii* dans la région antérieure du cœur (fig. 3) et montrant le détail de l'ébauche gonadique (fig. 4).

5, 6. — Coupe transversale de *R. harrisii* au niveau des conduits génitaux pleins (fig. 5) et détail de cette région (fig. 6).

AR : arrière ; AV : avant ; c : cœur ; cg : conduit génital ; cm : cellule mésodermique ; cn : chaîne nerveuse ; e : estomac (proventricule) ; ep : épithélium ectodermique ; g : gonie ; go : gonade ; h : hépatopancréas (glande digestive) ; p : péricarde ; td : tube digestif.

(*Phot. A.-R. Devez.*)



1
AR
c
cg
p
h
e
67µ
2
c
p
cg
cg
p
h
h
AV
27µ
3
c
h
g
h
e
65µ
4
go
cm
g
h
7.8µ
5
ep
c
p
cg
cg
td
h
h
cn
113µ
6
p
cg
cg
td
h
h
27µ

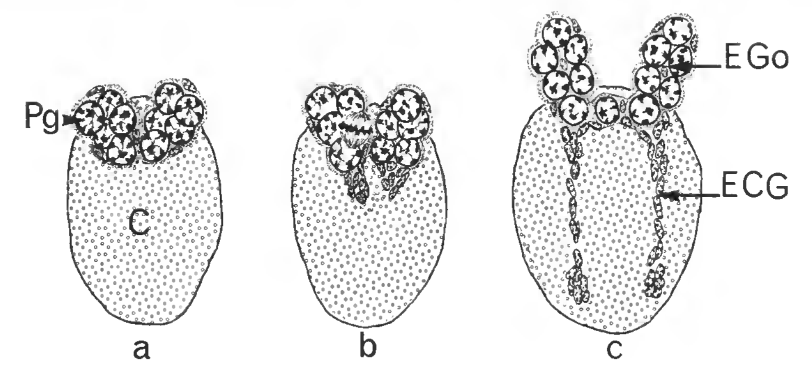


FIG. 1. — Reconstitution schématique de l'évolution de l'ébauche génitale pendant les stades larvaires des Brachyoures. Vue ventrale. (Le septum péricardial n'est pas représenté.) a : Stade zoé jeune. b : Stade zoé âgé. (Noter la formation de l'ébauche des conduits génitaux.) c : Stade mégalope. Les ébauches des gonades et des conduits génitaux s'allongent progressivement.

C : cœur + péricarde ; E CG : ébauche des conduits génitaux ; E Go : ébauche des gonades ; Pg : protogonie.

2. **Mégalopes**

Comme chez les zoés, l'ébauche génitale chez les mégalopes est accolée au septum péricardial. Elle apparaît plus développée qu'au stade larvaire précédent. En effet, les îlots de cellules germinales se sont allongés antérieurement. Postérieurement, c'est-à-dire faisant suite aux régions anastomosées, l'appareil génital se prolonge désormais par deux cordons mésodermiques filiformes et indépendants de 8 à 10 μ d'épaisseur. Ces cordons sont en fait très courts puisqu'ils ne longent jamais le cœur au-delà de sa longueur totale ; nous avons remarqué qu'ils peuvent être plus ou moins différenciés. Sur certaines coupes ils gardent leur aspect de cordons mésodermiques pleins sur tout leur trajet (pl. III, 5, 6) ; sur d'autres, leurs régions médianes ressemblent à de véritables conduits (diamètre compris entre 10 et 12 μ) aux parois épithéliales nettes, limitant une petite lumière centrale (pl. III, 1, 2). Il faut cependant souligner que les régions distales restent toujours aveugles. Ces cordons, au nombre d'une seule paire, représentent les ébauches des voies génitales.

Les portions antérieures de l'appareil génital situées au-dessus de l'anastomose et localisées entre un muscle adducteur de l'estomac et l'avant du cœur (pl. II, 5, 6) sont peuplées de protogonies, de gonies (diamètre nucléaire moyen de 7,5 μ) et de cellules mésodermiques plus nombreuses que chez les zoés ; ces régions de l'appareil génital représentent les ébauches des gonades (pl. II, 3, 4, 5, 6 ; pl. III, 3, 4 ; pl. V, 1). Ajoutons que le pont reliant ces ébauches est, lui aussi, peuplé de gonies et de cellules mésodermiques (pl. II, 3, 4). En effet, chez les jeunes Crabes, nous avons constaté que dans cette région de l'appareil génital s'effectue une gamétogenèse mâle ou femelle. Le passage des protogonies des zoés aux gonies des mégalopes se situe pendant les stades Z_3 et Z_7 chez *C. sapidus* et Z_4 chez *R. harrisii*, au cours desquels nous avons observé les premières mitoses. Rappelons que dans une précédente publication (PAYEN, 1973) nous avons défini les gonies comme étant les

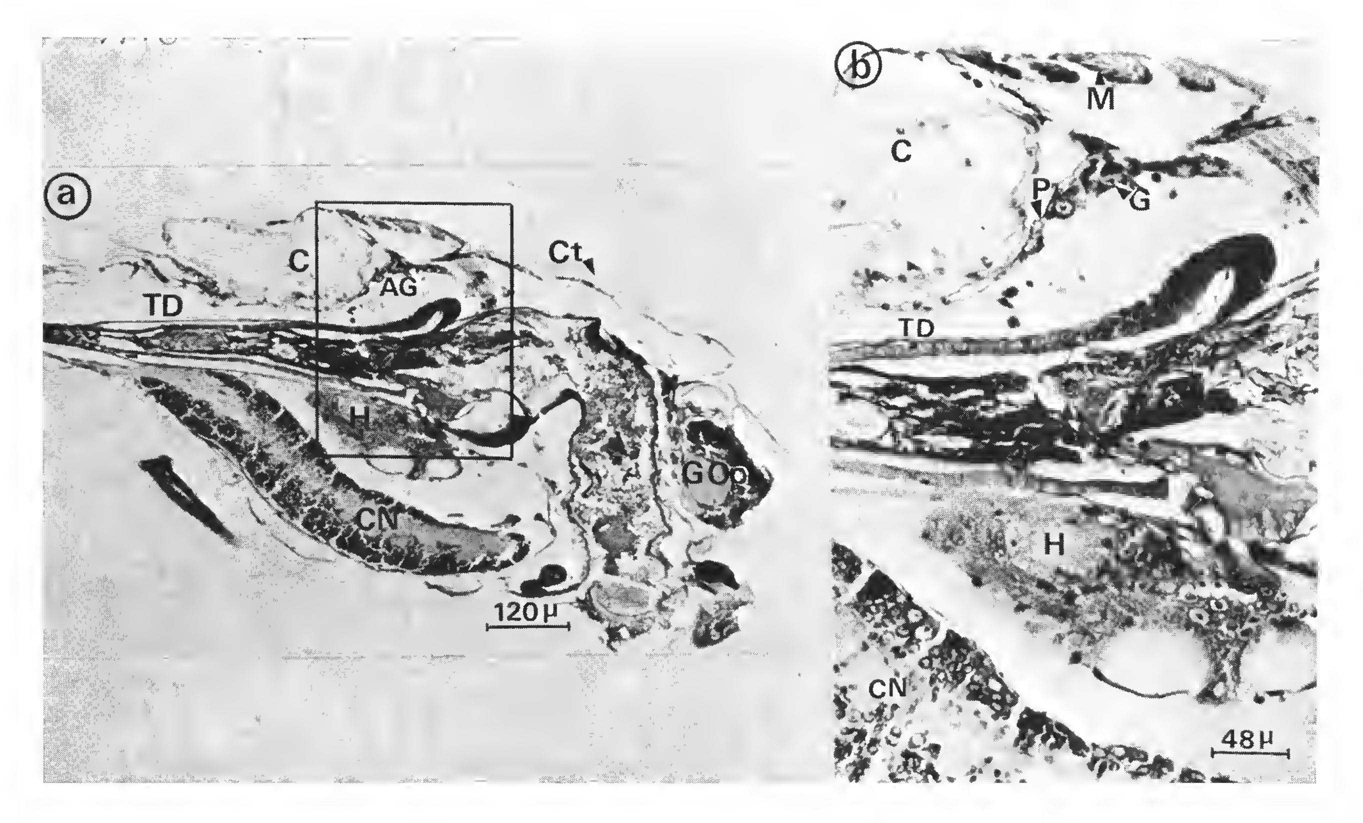


Fig. 2. — Appareil génital d'une mégalope de *Menippe mercenaria*. a : Coupe sagittale de la région céphalothoracique. b : Détail de la région encadrée sur la figure 2a montrant l'ébauche génitale.

A G : appareil génital ; C : cœur ; C N : chaîne nerveuse ; Ct : cuticule ; G : gonie ; G Op : ganglions optiques ; H : hépatopancréas (glande digestive) ; M : muscle ; P : péricarde ; T D : tube digestif.

(*Phot. A.-R. Devez.*)

cellules germinales localisées dans la gonade rudimentaire et non encore engagées dans la gamétogenèse. Ces cellules succèdent aux protogonies qui sont également localisées dans la gonade mais plus volumineuses que les gonies et au pouvoir mitotique élevé.

Une mince enveloppe conjonctive limite à présent l'ensemble de l'ébauche génitale (pl. II, 4, 6).

A l'extrémité des ébauches des conduits génitaux nous avons remarqué un petit renflement formé de six à dix cellules somatiques aux noyaux plus ou moins tassés et ovoïdes, d'environ 4 μ de diamètre et apparaissant très chromophiles. Cette accumulation distale de noyaux qui présentent parfois des figures de division prépare en fait l'allongement des gonoductes qui aura lieu après la métamorphose. Toutefois, la localisation et les affinités tinctoriales de ce petit amas cellulaire nous a fait envisager l'existence possible des ébauches des glandes androgènes. Aussi avons-nous confronté nos observations avec celles faites chez les deux Péracarides Amphipodes, *Orchestia cavimana* (Graf, 1958) et *Orchestia gammarella* (Charniaux-Cotton, 1959) où les ébauches androgènes qui existent à l'éclosion (pas de stades larvaires) sont constituées par un amas de quelques cellules aux noyaux arrondis, bien différencié dans le tissu mésenchymateux environnant. Chez les mégalopes, les études histologiques les plus minutieuses n'ont pas révélé la présence de telles ébauches. Aussi à l'heure actuelle, en l'absence de preuves expérimentales démontrant le contraire, il est permis de croire que les glandes androgènes se différencient plus tardivement comme le montre la suite de cette étude.

Les mégalopes de *M. mercenaria* présentant une ébauche génitale (fig. 2a, b) comparable à celle que nous venons de décrire chez *C. sapidus* et *R. harrisii*, nous avons synthétisé par la figure 1c les analogies anatomiques, morphologiques et structurales de l'ébauche génitale des mégalopes de Crabes.

B. — Recherche d'un dimorphisme sexuel dans la morphogenèse des pléopodes

Pendant les sept stades que parcourent les zoés de *C. sapidus*, le thorax et le pléon sont le siège d'une évolution morphologique importante ; pour analyser celle des pléopodes qui nous intéresse ici, nous reprendrons les données de Costlow et Bookhout (1959) qui sont d'ailleurs confirmées par nos observations.

Durant les deux premiers stades zoé, l'abdomen ne compte que cinq segments et un telson dépourvus d'appendices. Le 6e segment abdominal apparaît au stade Z_3. C'est à l'avant-dernier stade zoé (Z_6) que deviennent visibles les petites ébauches des pléopodes situées sur la face ventrale des segments abdominaux 2, 3, 4, 5 et 6. Elles ont alors l'aspect de protubérances simples, réparties symétriquement et qui s'allongent dès le stade suivant (Z_7).

Chez les mégalopes, les pléopodes 2, 3, 4 et 5 deviennent biramés avec un endopodite court, porteur sur sa face la plus interne de trois ou quatre soies en forme de crochets que certains auteurs appellent *appendix interna* (Gurney, 1942), et un exopodite bien développé, bordé de soies plumeuses (Bookhout, communication orale). La 6e paire de pléopodes est dépourvue d'endopodite. Précisons que la taille de ces appendices est décroissante dans la série antéro-postérieure des somites abdominaux ($Pl_2 > Pl_3 > Pl_4 > Pl_5 > Pl_6$).

Tableau I. — Récapitulation des données relatives au développement des pléopodes larvaires de quelques Brachyoures.

Auteurs	Espèces, familles, tribus	Nombre de stades larvaires	Stade d'apparition des ébauches des pléopodes	Segments abdominaux porteurs des ébauches des pléopodes chez les zoés	Stade d'apparition des pléopodes biramés
Williamson, 1903	*Carcinus maenas* Leach Portunidae Brachyrhyncha Cyclometopa	4 Z + 1 Meg	Z_1	1 à 6 (mais Pl_1 ne se développe plus à partir de Z_3)	Meg
Hyman, 1920	*Gelasimus* (= *Uca*) *pugilator* Bosc Ocypodidae Brachyrhyncha Catometopa	5 Z + 1 Meg	Z_3	2 à 6	Meg
Costlow et Bookhout, 1961	*Panopeus herbstii* Milne-Edwards Xanthidae Brachyrhyncha Cyclometopa	4 Z + 1 Meg	Z_3	2 à 6	Meg
Costlow et Bookhout, 1962	*Hepatus epheliticus* (L.) Callapidae Oxystomata	5 Z + 1 Meg	Z_4	2 à 6	Meg
Ong, 1966	*Scylla serrata* Forskal Portunidae Brachyrhyncha Cyclometopa	5 Z + 1 Meg	Z_4	2 à 6	Meg
Poole, 1966	*Cancer magister* Dana Corystoidea	5 Z + 1 Meg	Z_4	2 à 5 (l'abdomen n'a que 5 segments)	Meg
Fagetti, 1970	*Homalaspis plana* (Milne-Edwards) Xanthidae Brachyrhyncha Cyclometopa	4 Z + 1 Meg	Z_3	2 à 5	Meg
Yang, 1971	*Parthenope serrata* (Milne-Edwards) Parthenopidae Oxyrhyncha	5 Z + 1 Meg	Z_4	2 à 6	Meg
Diaz et Costlow, 1972	*Ocypode quadrata* (Fabricius) Ocypodidae Brachyrhyncha Catometopa	5 Z + 1 Meg	Z_4	2 à 6	Meg

Nos propres observations jointes à celles des auteurs précités permettent de conclure qu'il n'existe aucun dimorphisme sexuel des pléopodes chez les mégalopes de *C. sapidus.*

Afin de savoir si l'on pouvait étendre la conclusion précédente à d'autres Brachyoures nous avons recherché des données supplémentaires relevées parmi l'abondante littérature relative aux descriptions de la morphologie externe des formes larvaires de Crabes. En effet, au cours de leurs études détaillées des appendices larvaires, les auteurs s'attachent rarement à la reconnaissance du dimorphisme sexuel. Les informations recueillies sont réunies dans le tableau 1.

En dehors des deux premiers exemples cités : *Gelasimus* (= *Uca*) et *Carcinus*, il apparaît que les ébauches uniramées des pléopodes se développent généralement vers l'avant-dernier stade zoé. Il y aurait, chez toutes les mégalopes, quatre paires de pléopodes biramés : Pl_2, Pl_3, Pl_4 et Pl_5. La cinquième paire Pl_6 reste petite et uniramée. La présence d'ébauches de Pl_1 chez *C. maenas* (Williamson, 1903) semblerait un cas particulier qu'il est peut-être prudent de négliger puisque, selon l'auteur, elles régresseraient dès le stade Z_3.

A partir du stade mégalope, les rames des pléopodes comportent un exopodite frangé de soies natatoires plumeuses et un endopodite très court dont la partie distale est munie de trois à cinq soies en forme de crochets dont la signification fonctionnelle n'est pas bien établie. Pour Hale (1925) et Shen (1935), les crochets serviraient à relier les endopodites d'une même paire de pléopodes, ce qui synchroniserait leur battement en favorisant une progression natatoire efficace. Remarquons que cette définition correspond en fait à celle d'un rétinacle. En revanche, d'après Wear (1967), un tel dispositif d'accrochage semble difficilement réalisable et est probablement précaire tant les endopodites sont réduits.

L'absence de dimorphisme sexuel semble être une loi générale pour les larves de Crabes. Il faut en effet reconnaître que les arguments donnés par Shen (1935) en faveur de l'existence d'un dimorphisme au niveau des pléopodes des mégalopes de *C. maenas* apparaissent assez minces : chez les femelles « The pleopods resemble those of the male in number and form, but are slightly larger ».

C. — Conclusions

Durant les stades zoé et mégalope, l'appareil génital est une ébauche indifférenciée, c'est-à-dire identique chez tous les individus. Chez les zoés, elle ne consiste qu'en quelques protogonies. Au dernier stade larvaire (mégalope) il est possible de distinguer les ébauches des gonades et d'une seule paire de gonoductes.

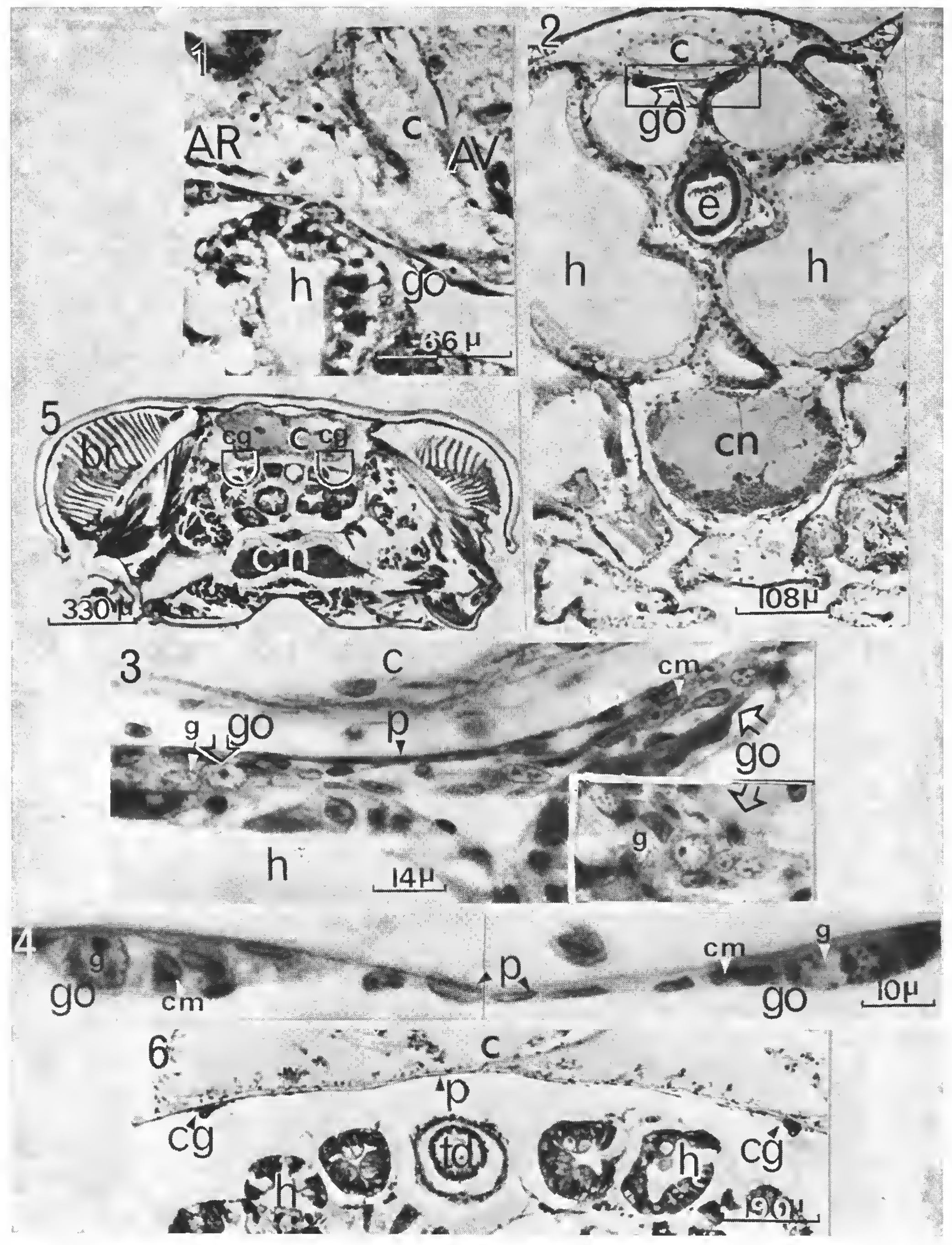
Aucun dimorphisme sexuel n'est apparent au niveau des pléopodes des larves.

III. MORPHOGENÈSE POSTLARVAIRE DE L'APPAREIL GÉNITAL ET DES PLÉOPODES JUSQU'A L'ACQUISITION D'UN DIMORPHISME SEXUEL CHEZ LES BRACHYOURES

A. — Évolution postlarvaire de l'ébauche génitale des Crabes

1. Stade I (Cr_1) ; comparaison avec les Crevettes au même stade

A la première intermue suivant le stade mégalope (Cr_1), les jeunes *R. harrisii* mesurent entre 0,80 et 1,10 mm de longueur céphalothoracique. Leur appareil génital, qui affecte



(Voir légende page 220.)

la forme d'un H, ne semble pas avoir beaucoup évolué depuis le stade mégalope. Les ébauches des gonades (diamètre moyen de 10 μ) sont toujours disposées symétriquement sous le septum péricardial et reliées par une anastomose dans leur région terminale. Elles ne contiennent encore que des gonies, qui se divisent peu (pl. IV, 2, 3, 4), mêlées à des cellules somatiques plus abondantes qu'aux stades larvaires. Nous n'avons pas remarqué de phénomène de pycnose.

Les ébauches des voies génitales sont très délicates à rechercher et à suivre sur les coupes. Elles sont allongées sous le septum et dépassent l'arrière du cœur où elles se coudent légèrement vers la région abdominale. Elles restent cependant très parallèles et situées contre le tube digestif. Une petite lumière déjà visible chez certaines mégalopes peut être distinguée dans leur région moyenne ; la région terminale, légèrement renflée, est toujours aveugle.

Callinectes sapidus et *Menippe mercenaria*, au premier stade Crabe, ont une ébauche génitale tout à fait comparable à celle de *R. harrisii*. La figure 3a résume l'aspect type de l'appareil génital d'un Crabe au 1er stade postlarvaire (Cr_1). En revanche, l'ébauche génitale du premier stade Crevette chez *Processa edulis* et *Alphaeus dentipes* apparaît beaucoup moins évoluée. Il faut souligner que cette ébauche n'a pas encore de morphologie propre : c'est un massif impair relativement important situé en avant du cœur et se prolongeant sous le septum péricardial (pl. V, 1, 3). Elle est constituée de gonies entre lesquelles sont intercalées quelques cellules mésodermiques (pl. V, 2, 4). Les gonies, issues des divisions des protogonies qui ont probablement eu lieu pendant la dernière phase larvaire ont un diamètre moyen de 9 μ et présentent sensiblement les mêmes caractères cytologiques que celles des mégalopes de Crabes : noyau clair à chromatine granuleuse et périphérique conte-

PLANCHE IV (p. 219)

Appareil génital de *R. harrisii*.

1. — Coupe sagittale d'une mégalope montrant la localisation de la jeune gonade.
2. — Coupe transversale dans la région cardiaque antérieure d'un Crabe au 1er stade postlarvaire (Cr_1).
3. — Agrandissement de la région encadrée sur la figure 2 montrant le pont gonadique et le détail d'une gonade.
4. — Détail de la localisation et de la structure des gonades d'un Crabe au stade I. Comme chez les mégalopes, les gonades indifférenciées apparaissent suspendues au plancher péricardial.
5. — Coupe transversale dans la région céphalothoracique de l'ensemble d'un Crabe ♂ au 3e stade, au niveau des conduits.
6. — Détail de la zone des conduits génitaux d'un Crabe ♂ au 3e stade ; noter la petite lumière centrale.

AR : arrière ; AV : avant ; br : branchies ; c : cœur ; cg : conduit génital ; cm : cellule mésodermique ; cn : chaîne nerveuse ; e : estomac (proventricule) ; g : gonie ; go : gonade ; h : hépatopancréas (glande digestive) ; p : péricarde ; td : tube digestif.

(*Phot. A.-R. Devez.*)

PLANCHE V

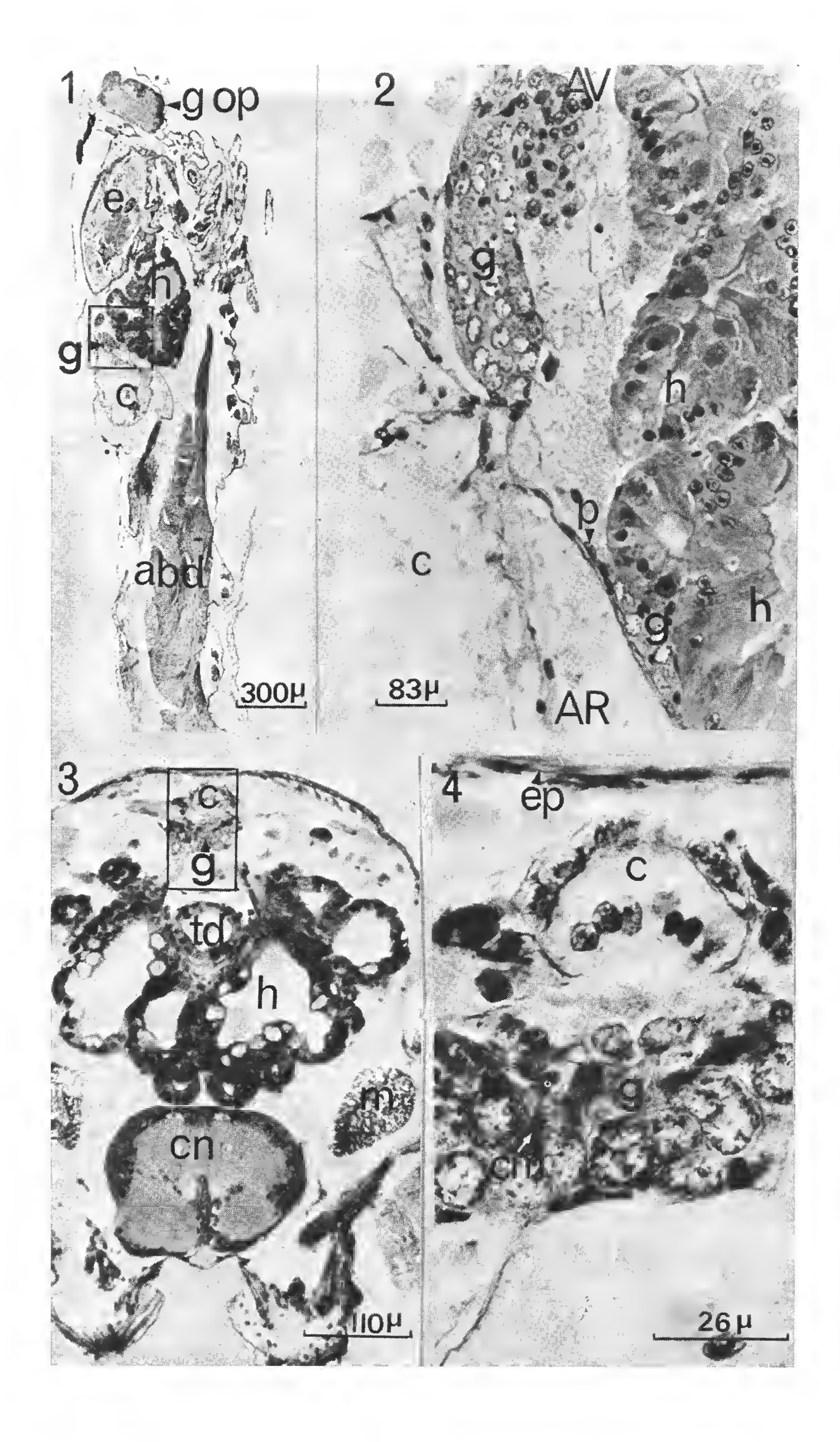
Ébauche génitale des premières postlarves de Crevettes.

1, 2. — *Processa edulis*. Coupe parasagittale (fig. 1) et détail du massif de gonies (fig. 2) ; noter la position périphérique de la chromatine nucléaire.

3, 4. — *Alphaeus dentipes*. Coupe transversale dans la région antérieure du cœur (fig. 3) et détail du massif de gonies (fig. 4) ; quelques cellules mésodermiques apparaissent bien visibles entre les gonies.

abd : abdomen ; AR : arrière ; AV : avant ; c : cœur ; cm : cellule mésodermique ; cn : chaîne nerveuse ; e : estomac (proventricule) ; ep : épithélium ectodermique ; g : gonie ; g op : ganglions optiques ; h : hépatopancréas (glande digestive) ; m : muscle ; p : péricarde ; td : tube digestif.

(*Phot. A.-R. Devez.*)


1
g op
e
h
g
c
abd
300μ
2
AV
g
h
p
c
g
h
83μ
AR
3
c
g
td
h
m
cn
110μ
4
ep
c
g
cn
26μ

nant un à deux nucléoles autour desquels s'irradient de fines travées chromatiniennes ; mince couronne cytoplasmique. L'enveloppe conjonctive des deux jeunes gonades partiellement fusionnées est encore peu visible. Aucune coupe histologique n'a révélé la présence de conduits génitaux. Nous n'avons pas poursuivi au-delà cette étude qui sera reprise dans une prochaine publication.

2. **Stade II** (**Cr**$_2$)

Au stade Cr$_2$, *C. sapidus* mesure 2,60 à 2,85 mm de longueur céphalothoracique. Bien qu'elles soient encore identiques à l'aspect présenté au stade I, les gonades commencent à s'étaler à la surface de la glande digestive (hépatopancréas). Les ébauches des voies génitales s'allongent mais il est difficile de préciser leur direction. Remarquons que si les orifices sexuels mâles ne sont pas encore reconnaissables, la position d'une dépression cuticulaire transversale et translucide, localisée au niveau du sternite qui porte les troisièmes paires de pattes marcheuses (6e segment thoracique) et correspondant au futur orifice femelle, permet de présumer le sexe des jeunes Crabes.

Des observations analogues mettant en évidence, d'une part la présence d'une seule paire de voies déférentes, d'autre part l'existence ou la non-existence d'ébauches d'orifices femelles, ont été réalisées chez *M. mercenaria* et *R. harrisii.*

3. **Stade III** (**Cr**$_3$)

Au stade Cr$_3$, *C. sapidus* atteint une longueur céphalothoracique comprise entre 3 et 3,5 mm. Le sexe de l'appareil génital peut maintenant être aisément reconnu chez les femelles par la présence d'une invagination épidermique au niveau du 6e sternite thoracique qui indique les ouvertures génitales. Il faut remarquer que ces dernières resteront de petites fentes aux parois accolées pendant tous les stades juvéniles, tant que n'aura pas eu lieu le premier accouplement. Leur grand diamètre est de l'ordre d'une centaine de microns et elles apparaissent de part et d'autre de la région la plus rétrécie du pléon en position normale, c'est-à-dire rabattu sur le plastron sternal. Nous verrons ultérieurement que toute la région distale du conduit femelle des Crabes pubères est doublée d'une *intima* cuticulaire. La présence de ce revêtement confirme donc l'origine ectodermique du vagin.

C'est au niveau des ébauches des voies génitales qu'apparaissent les modifications les plus intéressantes. En effet, il devient possible de distinguer, chez certains individus, des gonoductes qui s'enfoncent dans la musculature du 6e sternite thoracique et chez d'autres, des gonoductes présentant le même point de départ que chez les premiers individus mais qui progressent dorsalement, en arrière du cœur, vers les muscles du 8e sternite. Il apparaît alors logique d'attribuer le nom d'oviductes aux conduits courts se dirigeant vers le 6e sternite puisque l'on sait que chez les Crabes pubères les conduits femelles débouchent sur ce segment. Ces conduits issus de la prolifération des cellules mésodermiques d'origine gonadique sont très minces avec une petite lumière décelable dans leur région médiane ; leur région distale, nous l'avons déjà dit, se constitue à partir du décollement d'une portion de l'épiderme sternal qui s'invagine et forme un tuyau plat dont les parois sont resserrées et non encore en contact avec la région mésodermique. Les autres gonoductes qui

deviendront les spermiductes semblent avoir une différenciation plus tardive. Ils possèdent une petite lumière dans leur région médiane (pl. IV, 5, 6) et sont terminés par une zone aveugle d'intense prolifération cellulaire. L'apophyse génitale n'est pas différenciée.

Les gonades des Crabes ne présentant pas d'ouvertures femelles (mâles) s'étendent dans leurs régions antérieures progressivement et latéralement, à droite et à gauche, au-dessus de la glande digestive en amorçant une petite crosse. En arrière du moulin gastrique (proventricule) un pont relie les gonades entre elles. Comme pendant les stades larvaires leur structure est très simple et réduite à deux catégories cellulaires : gonies et cellules mésodermiques.

Les gonades des Crabes femelles sont cylindriques (diamètre moyen de 6 μ) ; elles présentent des régions antérieures encore courtes et se coudent vers les bords latéraux du Crabe pour s'étendre dorsalement sur la glande digestive. Entre le proventricule et le cœur, existe un pont ovarien. A priori, rien ne distingue les gonades femelles des gonades mâles, si ce n'est la présence de deux diverticules gonadiques dorsaux contenant également des gonies et des cellules somatiques, et se différenciant sous le cœur dans une région voisine

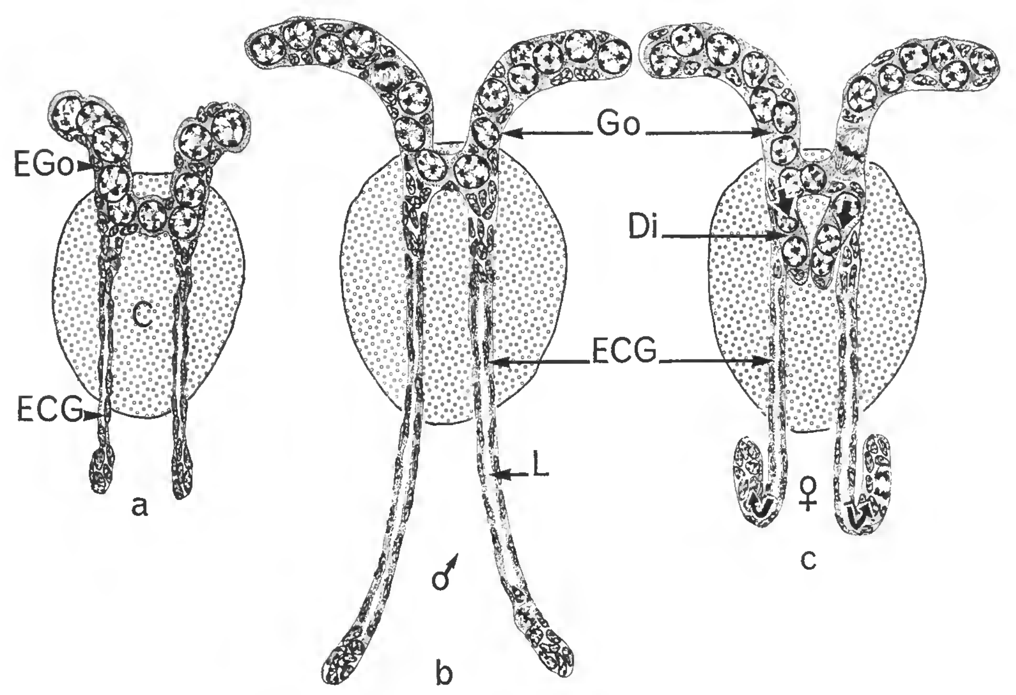


FIG. 3. — Reconstitution schématique de la morphogenèse postlarvaire de l'appareil génital des Brachyoures jusqu'à la différenciation sexuelle. (Le septum péricardial n'est pas représenté.) a : Appareil indifférencié au 1er stade, vue ventrale. b : Appareil mâle au 3e stade, vue ventrale. c : Appareil femelle au 3e stade, vue dorsale.

Pour la clarté du schéma, les contours du cœur ont été omis au niveau de l'appareil génital. Noter la différenciation des diverticules gonadiques postérieurs et la courbure des conduits génitaux par rapport à la figure 3b.

C : cœur ; Di : diverticule ; E CG : ébauche des conduits génitaux ; E Go : ébauche des gonades ; Go : gonade ; L : lumière.

de celle du carrefour : gonades-oviductes-pont ovarien. Ces diverticules ne sont en fait que les prolongements des gonades ; ils se développeront ensuite vers l'arrière. Dès le stade III, les gonades femelles ont donc une morphologie plus évoluée que celle des gonades mâles.

Les morphogenèses mâle et femelle de l'appareil génital de *M. mercenaria* sont comparables à celles décrites pour *C. sapidus* ; il en va de même chez *C. maenas* de longueur céphalothoracique comprise entre 2,5 et 3 mm. Chez *R. harrisii*, en plus d'une détection rapide du sexe par l'observation de la présence ou de l'absence d'ouvertures génitales sur le 6e sternite s'ajoute une reconnaissance basée sur la nature de la gamétogenèse. En effet, chez les femelles de ce Crabe l'ovogenèse s'installe rapidement. On distingue dans la gonade tubulaire d'un diamètre moyen de 13 μ, trois catégories cellulaires mêlées entre elles : des gonies en phases mitotiques ou non, des ovocytes en début de prophase c'est-à-dire à chromosomes visibles et des cellules somatiques. Il existe, comme chez *C. sapidus*, un petit diverticule gonadique s'ébauchant de part et d'autre du pont reliant les gonades entre elles et contenant des cellules germinales en évolution.

Un résultat essentiel déjà observé au même stade (III) chez une Écrevisse (Payen, 1973) se dégage de cette étude : l'existence d'une seule paire de voies déférentes qui se dirige selon les individus, soit vers le 6e segment thoracique (oviductes), soit vers le 8e (spermiductes). Une synthèse de l'anatomie de l'appareil génital des Crabes au troisième stade postlarvaire (ou assimilés à ce stade dans le cas de *C. maenas*) est schématisée par les figures 3b et 3c.

Avant d'étudier les autres stades postlarvaires au cours desquels les appareils génitaux des deux sexes poursuivent leur évolution, nous allons donner les résultats des observations relatives au développement des pléopodes jusqu'à l'apparition de leur dimorphisme sexuel.

B. — Évolution postlarvaire des pléopodes des Crabes

1. **Stade I** (**Cr$_1$**)

Au stade Cr$_1$ les jeunes *C. sapidus* présentent quatre paires de pléopodes (Pl$_2$, Pl$_3$, Pl$_4$, Pl$_5$) uniramés et indépendants. Les cinq paires d'appendices abdominaux de la mégalope se sont donc transformées : la paire du 6e pléomère ou dernier segment abdominal a disparu et les autres paires se sont réduites à des exopodites à l'allure de baguettes plus ou moins ridées et dépourvues de soies (fig. 4a). Ajoutons que des observations strictement analogues ont été faites chez les Xanthidae, *R. harrisii* (fig. 4b) et *M. mercenaria* (fig. 4c). Quoique les pléopodes des premiers stades Crabes n'aient pas été particulièrement étudiés du fait de la difficulté de leur détection (Yang, 1971), nous rappellerons les descriptions détaillées de Hyman (1920) chez *Gelasimus* (= *Uca*), de Wear (1967) chez *Pilumnus novaezealandiae* et de Shen (1935) chez *Carcinus maenas* ; celles-ci corroborent les nôtres pour les Crabes considérés dans le présent travail. Notons toutefois que d'après Shen les endopodites persistent à l'état de proéminences vestigiales chez les jeunes *C. maenas*. Enfin, dans son travail relatif à la biologie d'*Eriocheir sinensis*, Hoestlandt (1948) signale que Pl$_1$ n'existe pas chez les Crabes au stade I.

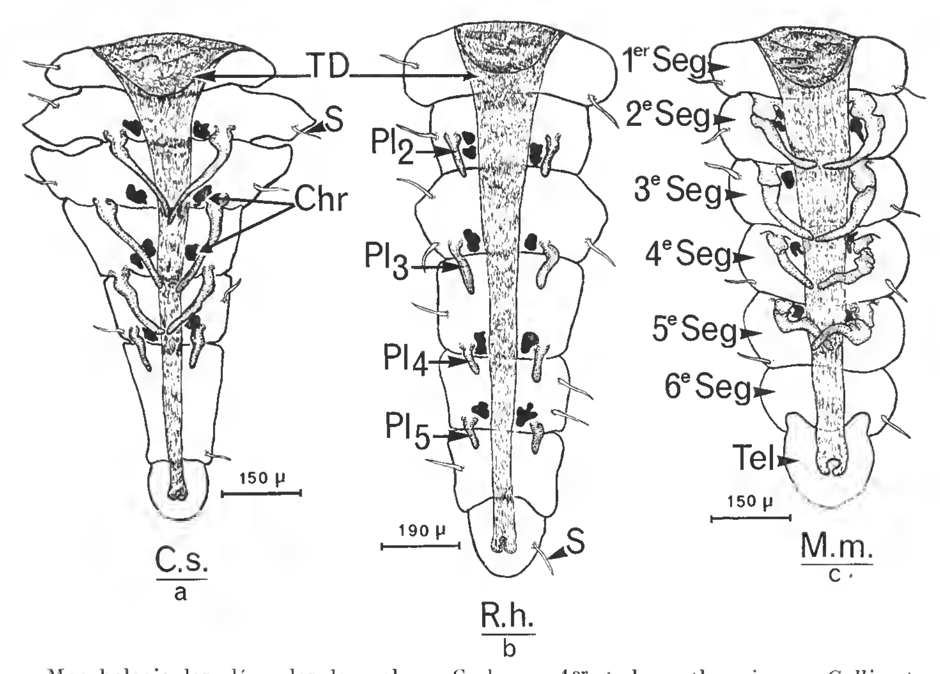


FIG. 4. — Morphologie des pléopodes de quelques Crabes au 1er stade postlarvaire. a : *Callinectes sapidus*. b : *Rhithropanopeus harrisii*. c : *Menippe mercenaria*.

Remarquer, chez tous les individus, la présence de 4 paires d'appendices uniramés et indépendants.

Chr : chromatophore ; Pl_2 à Pl_5 : 2e au 5e pléopode ; S : soie ; 1er-6e seg. : 1er au 6e segment abdominal ; T D : tube digestif ; Tel : telson.

2. **Stade II** (**Cr_2**)

Les observations faites chez *C. sapidus* et *R. harrisii* au stade Cr_2 permettent de présumer le sexe mâle ou le sexe femelle d'après le nombre et la forme des pléopodes. En effet, c'est à ce stade que, chez les mâles, se différencient des pléopodes sur le premier segment abdominal ; il est admis que ces appendices uniramés (fig. 5) qui évolueront ultérieurement en stylets fortement calcifiés sont des endopodites. Les exopodites n'apparaissent jamais sur Pl_1. Les quatre autres paires (Pl_2, Pl_3, Pl_4, Pl_5) qui ne sont probablement que des exopodites ont plus ou moins régressé, tandis qu'une ébauche d'endopodite est décelable sur Pl_2. Chez les femelles, Pl_1 n'apparaît pas et l'endopodite pousse sur les quatre paires de pléopodes qui persisteront chez le Crabe pubère (Pl_2, Pl_3, Pl_4, Pl_5). Rappelons qu'au stade I, seuls les exopodites restaient après la métamorphose des mégalopes, les petits endopodites ayant pratiquement disparu. Il faut souligner que c'est également au stade Cr_2 que SHEN (1935) signale l'apparition d'un dimorphisme sexuel des pléopodes chez *C. maenas*, « A new pair of minute pleopods appears on the first segment of the abdomen... no exopodite but only a thumb like endopodite develops ».

Chez *M. mercenaria* nous n'avons pas remarqué l'apparition d'un tel dimorphisme ; les quatre paires de pléopodes sont réduites et semblables chez tous les individus comme

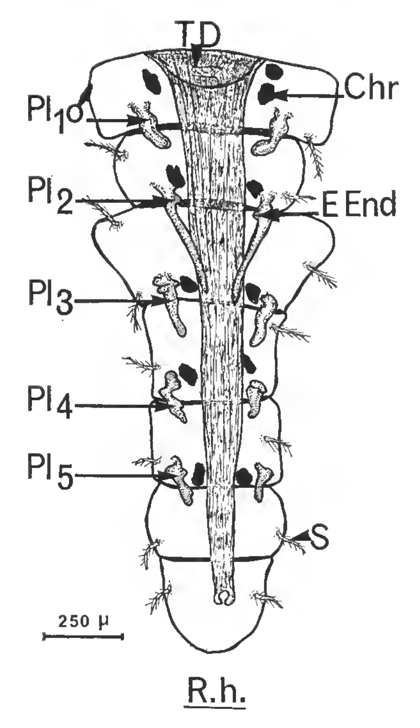


Fig. 5. — Morphologie des pléopodes de *R. harrisii* mâle au 2e stade postlarvaire.
Remarquer l'apparition de la première paire de pléopodes caractéristique du sexe mâle et la différenciation d'une ébauche d'endopodite sur Pl_2. Les autres pléopodes s'atrophient progressivement.
Chr : chromatophore ; Pl_1 ♂ à Pl_5 : 1er au 5e pléopode d'un mâle ; E End : ébauche d'endopodite ; S : soie ; T D : tube digestif.

au premier stade (Cr_1). Notons qu'il en est de même chez *Gelasimus* (= *Uca*) d'après Hyman (1920). Enfin, chez *Pilumnus novaezealandiae*, Wear (1967) mentionne une atrophie des pléopodes chez tous les animaux avec l'apparition de petits endopodites aux Pl_2 et Pl_3 ; Pl_4 et Pl_5 restent uniramés.

3. **Stade III** (Cr_3)

Le dimorphisme sexuel s'accentue au troisième stade chez *C. sapidus*. Les endopodites de Pl_1 et Pl_2 s'accroissent tandis que, sur ce dernier pléopode, l'exopodite régresse presque totalement chez les mâles (fig. 6, ♂). Les autres appendices (Pl_3, Pl_4 et Pl_5) sont en voie de disparition. Chez les femelles (fig. 6, ♀), les endopodites se différencient sur Pl_2, Pl_3, Pl_4 et Pl_5 ; ces pléopodes prennent l'allure bifide qui les caractérise désormais dans ce sexe. Alors que des observations analogues ont été faites chez les jeunes *R. harrisii* au même stade, nous n'avons toujours pu mettre en évidence de dimorphisme sexuel des pléopodes chez *M. mercenaria* qui présente encore quatre paires d'ébauches uniramées mais de taille

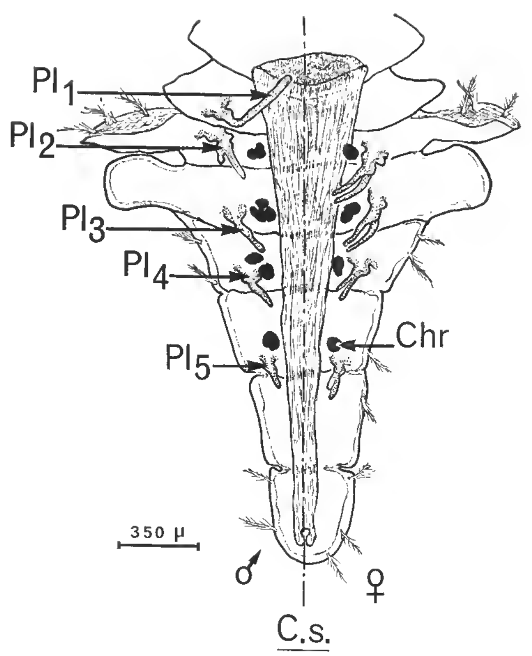


Fig. 6. — Morphologie des pléopodes de *C. sapidus* mâle et femelle au 3e stade postlarvaire. Noter le dimorphisme sexuel : chez les mâles (♂), présence de Pl_1, régression de l'exopodite et différenciation de l'endopodite sur Pl_2 ; chez les femelles (♀), différenciation de l'endopodite sur Pl_2, Pl_3, Pl_4 et Pl_5.
Chr : chromatophore ; Pl_1 à Pl_5 : 1er au 5e pléopode.

légèrement inférieure à celle du stade II. De même chez *P. novaezealandiae*, Wear (1967) ne signale toujours pas de différences sexuelles au niveau des pléopodes. Ceux qui sont sur les segments 2, 3 et 4 deviennent biramés et la dernière paire Pl_5 demeure uniramée. Un tel phénomène semble exister chez tous les individus. En revanche, bien qu'il n'insiste pas sur l'apparition de la première paire de pléopodes, Hyman (1920) la signale chez *Gelasimus* (= *Uca*) au IIIe stade. Il en est de même pour *C. maenas* dont les modifications observées par Shen (1935) concordent avec celles que nous venons de décrire pour *C. sapidus* et *R. harrisii*.

4. **Stade IV** (**Cr_4**)

Ce n'est qu'au 4e stade postlarvaire que se différencie la première paire de pléopodes chez les mâles de *M. mercenaria*. Chez *Gelasimus* (= *Uca*), c'est également au stade Cr_4 que Hyman (1920) indique la présence de ces nouveaux appendices. Enfin, chez *P. novaezealandiae*, Wear (1967) décrit les pléopodes des Crabes de stades IV et V mais ne signale aucun dimorphisme sexuel.

C. — Conclusions

Il ressort de nos observations que l'appareil génital des jeunes Crabes au premier stade postlarvaire est encore une ébauche sexuellement indifférenciée dont la morphologie et

la structure ont peu évolué depuis le stade mégalope. Les pléopodes ne sont pas sexuellement différenciés. Une involution de ces appendices a été notée à la mue de passage entre les stades mégalope et Crabe I. L'existence de cette involution permet de considérer le passage de la mégalope au premier stade Crabe comme une métamorphose au sens strict du terme. Ceci permet également de considérer la mégalope comme le dernier stade larvaire.

C'est à partir du 2e stade postlarvaire qu'il devient possible de distinguer le sexe d'un jeune *C. sapidus* ou *R. harrisii* par la présence (cas des mâles) ou l'absence (cas des femelles) de la 1re paire de pléopodes. De plus, à ce même stade, le développement chez les femelles ou l'absence de développement chez les mâles d'une invagination de l'ectoderme ventral sur le 6e segment thoracique permet de deviner extérieurement le sexe du futur appareil génital qui ne comporte qu'une paire de voies déférentes. Aucune différenciation de l'appareil génital n'est encore visible.

Dès le 3e stade, la morphogenèse de l'appareil génital apparaît plus rapide chez les femelles que chez les mâles. Chez les jeunes Crabes étudiés, le sexe femelle peut être reconnu :

— par la double constitution des conduits génitaux encore incomplètement formés : ectodermique dans la région distale, mésodermique dans la région attenante aux gonades ;

— par la différenciation d'un diverticule gonadique postérieur. De plus, chez *R. harrisii*, s'ajoute le démarrage de l'ovogenèse.

Le sexe mâle de l'appareil génital ne se reconnaît à ce stade que par l'absence des caractères femelles et la progression des voies déférentes vers le 8e sternite thoracique. D'autre part, lorsque le dimorphisme sexuel des pléopodes a débuté au stade précédent (cas de *C. sapidus* et *R. harrisii*) celui-ci se poursuit.

IV. LES GRANDS TRAITS DE LA MORPHOGENÈSE POSTLARVAIRE DE L'APPAREIL GÉNITAL ET DES PLÉOPODES APRÈS LA DIFFÉRENCIATION SEXUELLE

A. — Étude par stades

1. **Stade IV** (**Cr_4**)

Au 4e stade postlarvaire, *C. sapidus* mesure entre 3,80 et 4,20 mm de longueur céphalothoracique et *R. harrisii* entre 3,10 et 3,60 mm. Chez les femelles de ces deux Crabes on distingue aisément les quatre paires de petits pléopodes biramés Pl_2, Pl_3, Pl_4 et Pl_5 (fig. 7, ♀). Les orifices génitaux sont percés ; ils sont maintenant recouverts par le pléon. Chez les mâles, les Pl_1 s'allongent (fig. 7, ♂) et une gouttière se creuse sur leur face postérieure chez *R. harrisii*. Les Pl_2 s'élargissent ; ils possèdent encore un rudiment d'exopodite fripé chez *C. sapidus* alors que celui-ci semble avoir complètement disparu chez *R. harrisii*. Rappelons que chez *C. maenas*, Shen (1935) a également remarqué, à ce stade, l'apparition d'une gouttière sur Pl_1, cependant que Pl_2 porte un exopodite atrophié.

De structure sensiblement identique à celle qu'ils avaient au stade III, les appareils génitaux de *C. sapidus*, par leur complète transparence, sont encore très difficiles à distin-

guer lors de la dissection. Il n'en est pas de même pour ceux de *R. harrisii*. En effet, nous avons pu réaliser des montages in toto d'appareils femelles dont le contact entre les régions ectodermique et mésodermique des voies génitales apparaît désormais établi. L'ovogenèse

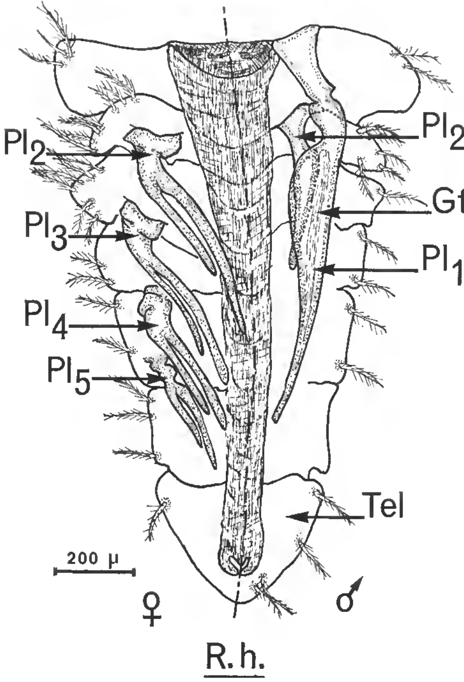


Fig. 7. — Morphologie des pléopodes de *R. harrisii* au 4e stade postlarvaire. Les femelles (♀) portent 4 paires de petits pléopodes biramés et non revêtus de soies ; les endopodites ne sont pas encore articulés. Les mâles (♂) présentent 2 paires de pléopodes libres et indépendants.
Gt : gouttière ; Pl_1 à Pl_5 : 1er au 5e pléopode ; Tel : telson.

qui avait débuté au stade III se poursuit dans les ovaires tubulaires de 35 µ de diamètre moyen (fig. 8). Tous les stades de la prophase de méiose (du leptotène à la diacinèse) sont reconnaissables dans les jeunes ovocytes dispersés parmi les gonies et les cellules somatiques. Nous avons également distingué de jeunes ovocytes en prévitellogenèse (1re croissance) d'environ 15 µ de petit diamètre sur 26,5 µ de grand diamètre, qui commencent à être entourés par des cellules folliculeuses. Notons que toutes les catégories cellulaires précitées sont mélangées sans ordre dans les ovaires. Les conduits génitaux peuvent être différenciés en trois régions distinctes que nous nommerons, selon la terminologie utilisée par Hartnoll (1968) chez les adultes, de la gonade vers l'orifice sexuel : oviducte, spermathèque et vagin. A ce stade, la lumière vaginale est bordée par un mince épithélium recouvert d'une fine cuticule à peine décelable. Les insertions musculaires se développent entre l'exosquelette et la paroi convexe du vagin ainsi qu'au niveau de la spermathèque.

La morphologie et la structure de l'appareil mâle ont été décrites et illustrées dans une précédente publication (Payen, 1969). Nous en rappelons les principales caractéristiques : gonades structuralement indifférenciées mais canaux déférents longés dans leur

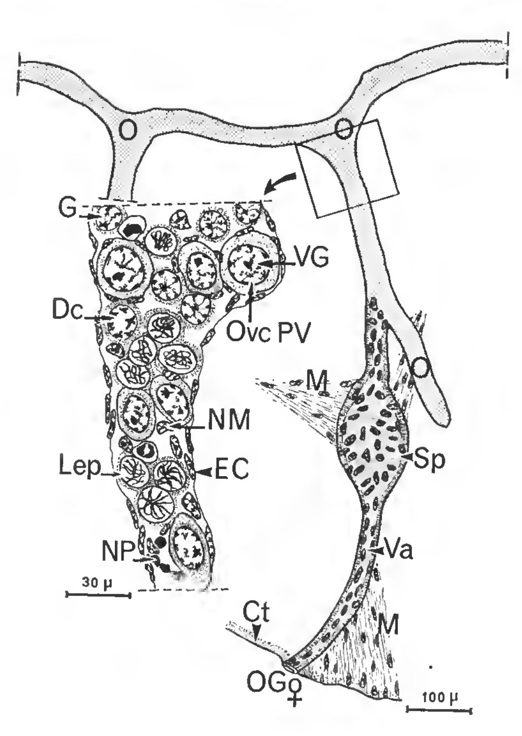


FIG. 8. — Appareil génital femelle de *R. harrisii* au 4e stade postlarvaire. Les ovaires contiennent des gonies, des ovocytes à chromosomes visibles et des ovocytes en première croissance qui sont mêlés sans ordre aux cellules somatiques. La spermathèque et le vagin apparaissent nettement différenciés.
Ct : cuticule ; Dc : stade diacinèse ; E C : enveloppe conjonctive ; G : gonie ; Lep : stade leptotène ; M : muscle ; N M : noyau de cellule mésodermique ; N P : noyau pycnotique ; O : ovaire ; O G ♀ : orifice femelle ; Ovc PV : ovocyte en prévitellogenèse ; Sp : spermathèque ; Va : vagin ; V G : vésicule germinative.

partie distale par une file de quelques cellules au diamètre voisin de 4,5 μ, qui sont très probablement l'ébauche de la glande androgène ; existence de petites apophyses génitales mettant en communication l'appareil génital avec le milieu extérieur. Notons que les apophyses génitales apparaissent quand l'extrémité postérieure du canal déférent a proliféré et atteint le coxopodite du 8e thoracopode ; elles résultent donc d'une induction du cordon mésodermique génital sur l'épithélium tégumentaire. Chez tous les Crabes les apophyses génitales ont l'aspect de saillies épithéliales qui revêtent l'extrémité mésodermique distale du canal déférent ; leur origine et leur mode de formation diffèrent alors de celles des Insectes où la région terminale du conduit mâle est ectodermique. Ajoutons que la position des apophyses génitales sur les coxopodites ou sur les sternites du dernier segment thoracique est un des critères de distinction entre les Brachyrhynques Cyclométopes et Catométopes.

2. Stade V (Cr_5)

Au 5e stade, *C. sapidus* présente une plus grande fluctuation de taille qu'aux stades antérieurs : les jeunes Crabes ont une longueur céphalothoracique comprise entre 4,20 et

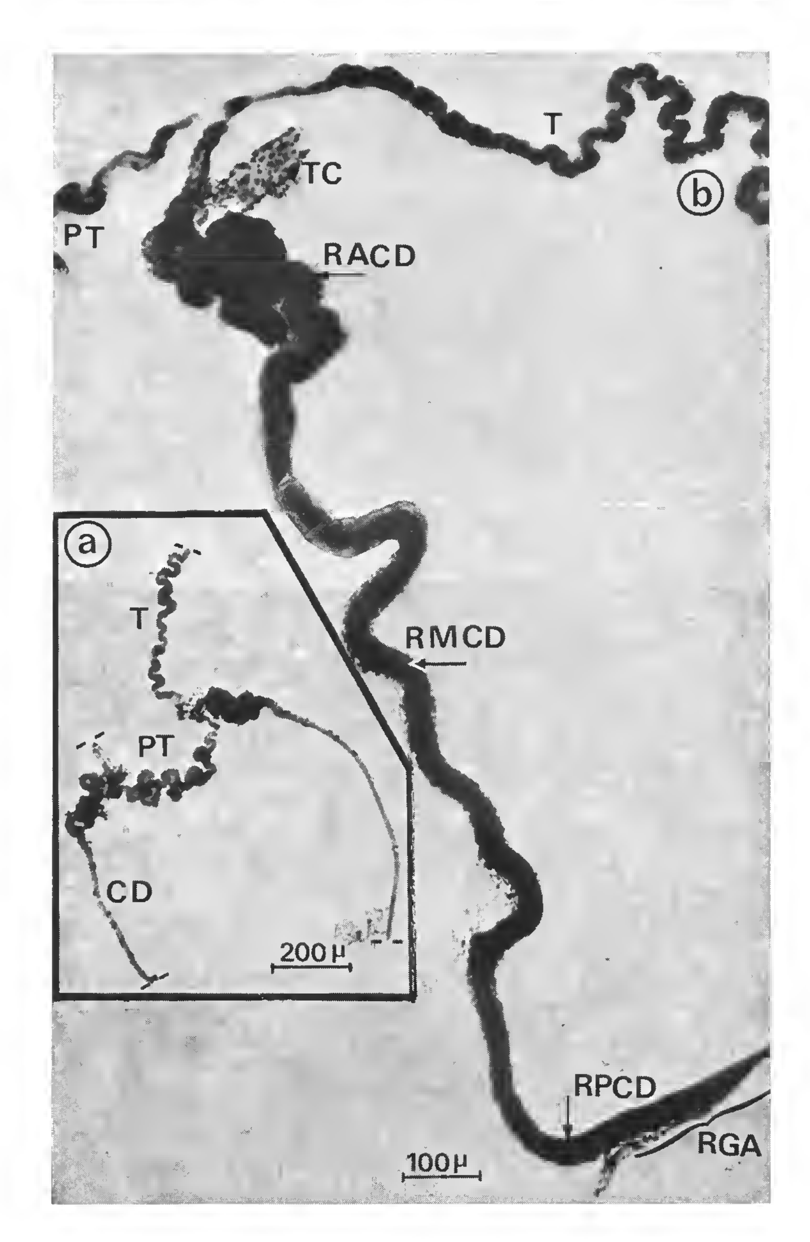


FIG. 9. — Appareil génital mâle de *R. harrisii* au 5e stade postlarvaire. a : Bien que le testicule et le pont testiculaire soient très sinueux, seule la région antérieure du canal déférent montre un début de différenciation (pelotons) ; les régions moyenne et postérieure restent filiformes. b : Chez cet individu le canal déférent est mieux différencié : on y distingue trois régions diversifiées.

C D : canal déférent ; P T : pont testiculaire ; R ACD : région antérieure du canal déférent ; R GA région de la glande androgène ; R MCD : région médiane du canal déférent ; R PCD : région postérieure du canal déférent ; T : testicule ; T C : tissu conjonctif.

(*Phot. A.-R. Devez.*)

5,50 mm. Il a été remarqué que les animaux de taille élevée présentent toujours un développement de l'appareil génital et des pléopodes plus avancé que celui des Crabes de taille moindre. Il faut donc convenir qu'à partir du V[e] stade postlarvaire, les classes de taille deviennent une caractéristique beaucoup plus importante pour notre étude morphogénétique que le rang de mue auquel appartiennent les animaux. Autrement dit, si la fréquence des mues est sensiblement la même pour tous les individus, le taux de croissance à la mue devient de plus en plus variable à mesure que l'animal s'éloigne de la métamorphose. Signalons qu'un tel phénomène a été également remarqué par Vernet-Cornubert (1958) lors d'une étude sur la sexualité du Crabe *Pachygrapsus marmoratus*. Ainsi peut-on difficilement repérer le débouché des canaux déférents de *C. sapidus* mâle d'une taille inférieure à 5 mm, tandis que les apophyses génitales sont naissantes chez un Crabe de taille supérieure. Il en est de même pour le développement des gonopodes dont les exopodites peuvent avoir ou non complètement disparu.

Les appareils génitaux sont toujours très filiformes dans les deux sexes. Leur morphologie et leur structure apparaissent encore comparables à celles qu'ils avaient au stade III.

Chez les Xanthidés, la maturité sexuelle est atteinte à un rang de mue plus précoce que chez les Portunidés (Drach, 1958) ; aussi, le développement de l'appareil génital et des pléopodes de *R. harrisii* au stade V (4 à 4,6 mm de longueur céphalothoracique) se réalise-t-il en un nombre d'intermues plus restreint que chez *C. sapidus* et les animaux de même rang de mue ont-ils une évolution des caractères sexuels très comparable.

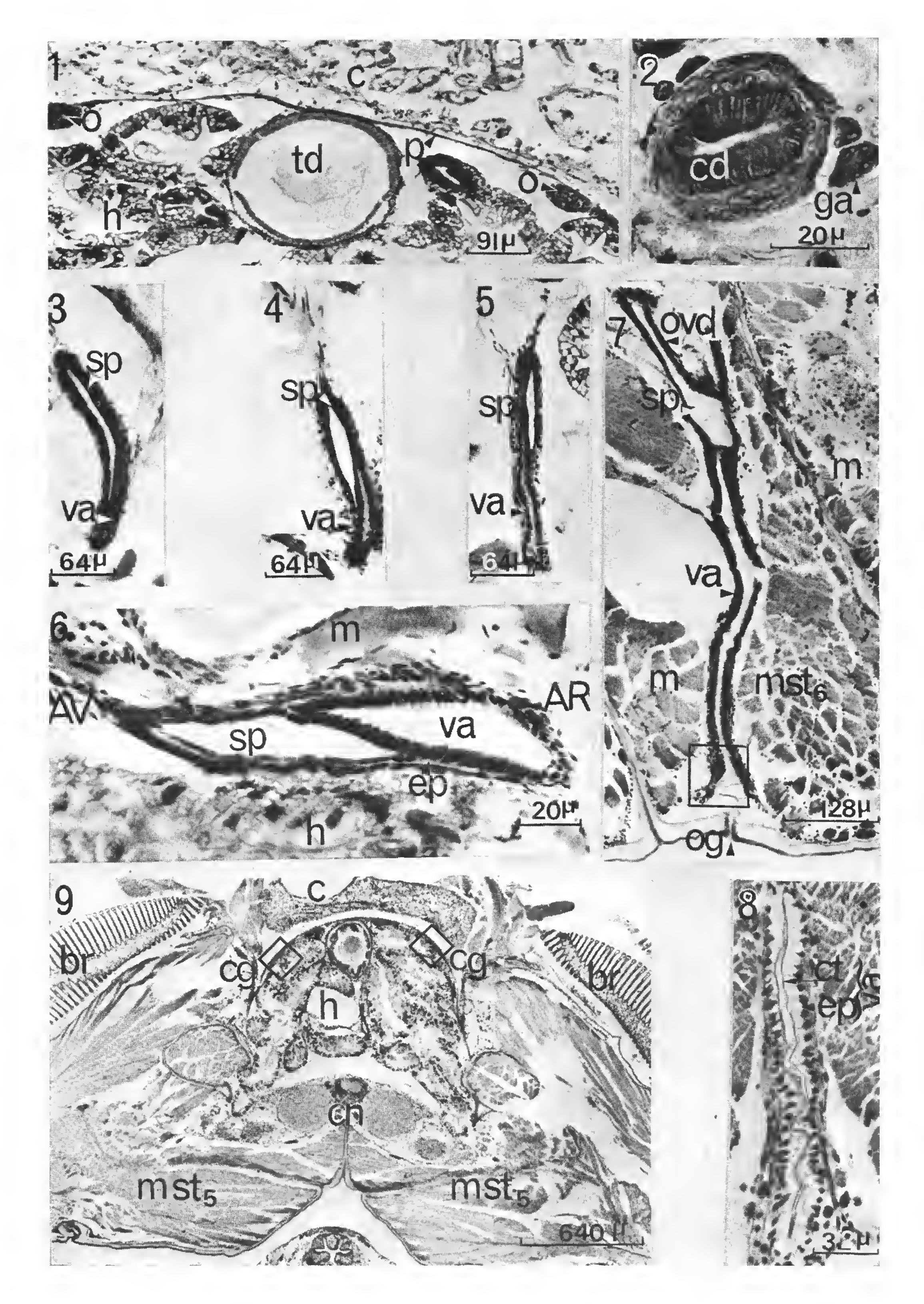
Chez *R. harrisii* mâle, l'évolution des gonopodes vers leur aspect définitif se poursuit lentement : la gouttière médiane située sur la face postérieure de Pl_1 qui était naissante au stade IV se creuse davantage ; de plus, il y a perte complète des exopodites sur Pl_2. C'est au niveau de l'appareil génital mâle (fig. 9) que siègent les transformations les plus

PLANCHE VI

1. — Coupe transversale de *R. harrisii* femelle au 5[e] stade postlarvaire et au niveau des ovaires. Ces derniers contiennent de nombreux ovocytes en prévitellogenèse (1[re] croissance).
2. — Coupe transversale dans la région subterminale du canal déférent d'un *C. maenas* de 8 mm de longueur céphalothoracique. La glande androgène se compose d'un mince cordon cellulaire plus ou moins replié sur lui-même.
3, 4, 5, 6. — Coupes transversales, légèrement obliques, dans le sens antéro-postérieur de *R. harrisii* femelle au 5[e] stade postlarvaire et au niveau des voies génitales. Vagin et spermathèque sont nettement différenciés et s'interpénètrent (fig, 3, 4, 5). La figure 6 est un agrandissement de la figure 4.
7. — Coupe parasagittale d'une femelle de *C. maenas* de 5,5 mm de longueur céphalothoracique. Le trajet du conduit génital apparaît nettement. Spermathèque et vagin sont encore peu différenciés morphologiquement.
8. — Détail de l'extrémité distale du vagin d'un *C. maenas* femelle de 5,5 mm. Remarquer le revêtement cuticulaire de l'épithélium vaginal.
9. — Coupe transversale d'un *C. maenas* femelle de 6,5 mm de long au niveau des conduits génitaux (encadrés). La petitesse de leur diamètre (40 µ) rend leur détection difficile parmi les autres organes.

AR : arrière ; AV : avant ; br : branchies ; c : cœur ; cd : canal déférent ; cg : conduit génital ; cn : chaîne nerveuse ; ct : cuticule ; ep : épithélium ; ga : glande androgène ; h : hépatopancréas (glande digestive) ; m : muscle ; mst_5 : muscle du 5[e] sternite thoracique ; mst_6 : muscle du 6[e] sternite ; og : orifice génital ; o : ovaire ; ovd : oviducte ; p : septum péricardial ; Sp : spermathèque ; td : tube digestif ; va : vagin.

(*Phot. A.-R. Devez.*)


1
c
o
td
p
h
o
91μ
2
cd
ga
20μ
3
sp
va
64μ
4
sp
va
64μ
5
sp
va
64μ
7
ovd
sp
m
va
m
mst_6
og
128μ
6
m
AV
AR
sp
va
ep
h
20μ
9
c
br
cg
cg
br
h
cn
mst_5
mst_5
640μ
8
ct
ep
32 μ

importantes. Les spermiductes ne sont plus filiformes que dans leurs régions médiane et distale (qui mesurent l'une et l'autre environ 30 μ de diamètre). Des circonvolutions plus ou moins serrées apparaissent dans la région située en arrière de l'anastomose des gonades. Cette région qui est aussi la première à se différencier chez les jeunes *C. maenas* mâles a été dénommée région pelotonnée par DEMEUSY (1960), dénomination que nous avons adoptée (1968). De même, les testicules qui ont un diamètre moyen de 20 μ deviennent sinueux et la spermatogenèse y débute ; parmi les gonies et les cellules somatiques se trouvent des spermatocytes en prophase de méiose. Enfin, le cordon androgène devient plus visible qu'au stade IV.

Chez les femelles, l'appareil génital poursuit également son évolution. Les ovaires se boursouflent et atteignent 120 μ de diamètre moyen (pl. VI, 1). Ils contiennent de nombreux ovocytes en 1re croissance qui évoluent d'une manière synchrone. Ces ovocytes sont entourés par une assise de cellules folliculeuses et mesurent environ 40 μ de diamètre moyen ; leur vésicule germinative mesure 21 μ environ. Nous avons noté que les ovocytes, dont la couronne cytoplasmique s'accroît, se groupent vers la périphérie de l'ovaire, tandis que les gonies, les jeunes ovocytes à chromosomes visibles et quelques cellules somatiques occupent le secteur central de l'ovaire. Une telle disposition anatomique que l'on retrouve chez les femelles pubères correspond à la région que nous avons appelée « zone avec gonies et ovocytes à chromosomes visibles » chez *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* (PAYEN, 1973). Toutefois, chez *R. harrisii*, cette zone paraît beaucoup moins bien délimitée ; elle remplit d'abord tout l'ovaire chez la jeune femelle jusqu'au stade IV, puis elle est refoulée vers l'intérieur et ne figure en position centrale qu'à partir du VIe stade. Les oviductes se raccourcissent pendant que la spermathèque se développe ; cette dernière conserve ses parois très rapprochées l'une de l'autre de manière à délimiter une lumière aplatie dans le sens antéro-postérieur (25 μ d'épaisseur moyenne sur une largeur d'environ 180 μ) (pl. VI, 3, 4, 5, 6). Le vagin fait suite distalement à la spermathèque ; il mesure 80 μ de diamètre moyen et est constitué d'un épithélium unistratifié cylindrique doublé intérieurement par une mince couche cuticulaire souple qui s'épaissit au niveau des orifices génitaux. Une certaine continuité se révèle donc entre le revêtement cuticulaire du plastron sternal et celui qui tapisse le vagin. Nous préciserons qu'une telle structure semble assez générale chez les Brachyoures adultes (cf. HARTNOLL, 1968) où les seules variations concernent l'épaisseur et le niveau auquel remonte le manchon cuticulaire. Ce dernier s'étend généralement jusqu'à la partie inférieure de la spermathèque comme chez *C. maenas* (SPALDING, 1942 ; HARTNOLL, 1968), *Eriocheir sinensis* (HOESTLANDT, 1948), *Portunus sanguinolentus* (RYAN, 1967*b*) et *Pachygrapsus crassipes* (CHIBA et HONMA, 1971). Nos observations chez les jeunes *R. harrisii*, jointes à celles de CHEUNG (1968) chez d'autres Crabes pubères permettent de déduire l'origine ectodermique certaine de la portion distale du conduit génital femelle. N'ayant pas cherché si la spermathèque était complètement revêtue de cuticule, nous ne pouvons préciser si celle-ci est totalement ou partiellement d'origine mésodermique.

Nous ajouterons que l'existence de l'exosquelette à l'intérieur des conduits femelles a été également observée chez les Isopodes (BALESDENT, 1964 ; JUCHAULT, 1966). Nous n'avons aucune information à ce sujet pour les Amphipodes.

Les pléopodes terminent l'acquisition de leur forme définitive : port de soies épineuses à la base de Pl_1 et élargissement de la gouttière chez les mâles, accroissement de taille et

segmentation des endopodites et des exopodites chez les femelles. Remarquons que c'est également aux stades V et VI que SHEN (1935) a noté une évolution des pléopodes de *C. maenas*.

3. **Stade VI** (Cr_6)

C. sapidus au stade VI mesure entre 5,30 et 7 mm de longueur céphalothoracique. La structure de l'appareil génital mâle ayant été étudiée lors de deux travaux expérimentaux antérieurs (PAYEN, COSTLOW et CHARNIAUX-COTTON, 1967 ; PAYEN *et al.*, 1971), nous en rappellerons les principales caractéristiques chez des Crabes de 7 mm : gonades filiformes, de 12,5 à 15 μ de diamètre, renfermant des gonies (où des mitoses sont parfois visibles) et des cellules mésodermiques ; spermiductes sensiblement de même diamètre que les gonades et longés dans leur région terminale par un cordon androgène d'environ 5 μ d'épaisseur ; orifice génital décelable sur le coxopodite du 8e sternite par la présence d'une légère dépression cuticulaire ; apophyse génitale à peine formée. Les gonopodes sont toujours de consistance membraneuse, petits et indépendants ; l'exopodite de Pl_2 persiste encore (fig. 10) mais une petite gouttière se dessine sur la face postérieure de Pl_1.

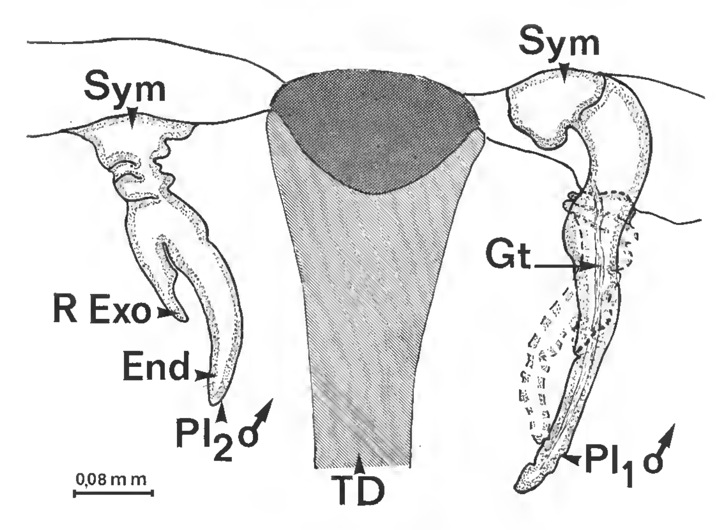


FIG. 10. — Morphologie des gonopodes de *C. sapidus* au 6e stade postlarvaire. Noter l'existence d'une gouttière sur la face postérieure de Pl_1 et celle d'un rudiment d'exopodite sur Pl_2.
End : endopodite ; Gt : gouttière ; Pl_1 ♂, Pl_2 ♂ : 1er et 2e pléopodes mâles (gonopodes) ; R Exo : rudiment d'exopodite ; Sym : sympodite (protopodite) ; T D : tube digestif.

L'appareil génital femelle reste très difficile à disséquer dans sa totalité. Les gonades ne présentent aucune modification particulière depuis le stade III et les voies génitales dont les régions mésodermiques et ectodermiques sont entrées en contact se présentent sous la forme d'un mince filament aux parois plus ou moins accolées dans le sens antéro-postérieur de l'animal. Les pléopodes sont biramés et non segmentés (fig. 11).

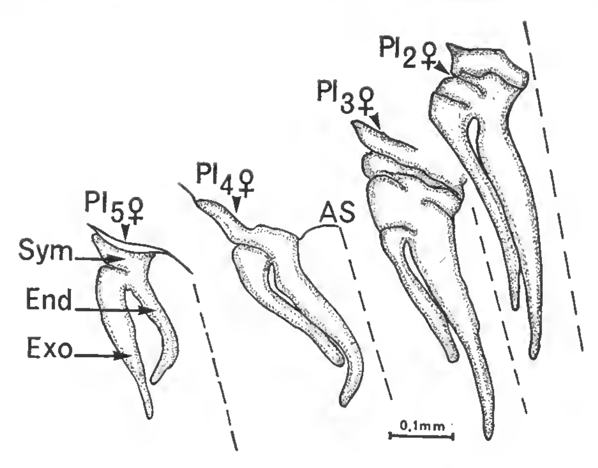


Fig. 11. — Morphologie des pléopodes femelles de *C. sapidus* au 6e stade postlarvaire. Remarquer l'absence de segmentation sur la rame interne (endopodite) et la taille décroissante des appendices dans le sens antéro-postérieur.

A S : axe de symétrie du Crabe ; End : endopodite ; Exo : exopodite ; Pl_2 ♀ à Pl_5 ♀ : 2e au 5e pléopode femelle ; Sym : sympodite (protopodite).

R. harrisii au stade VI mesure entre 4,75 et 5,60 mm. Chez les mâles les plus grands, les gonopodes se calcifient et Pl_2 s'engage dans la gouttière ventrale de Pl_1 qui s'est considérablement allongée ; en même temps, les apophyses génitales, qui se sont développées, s'insèrent dans un foramen situé sur ce dernier pléopode.

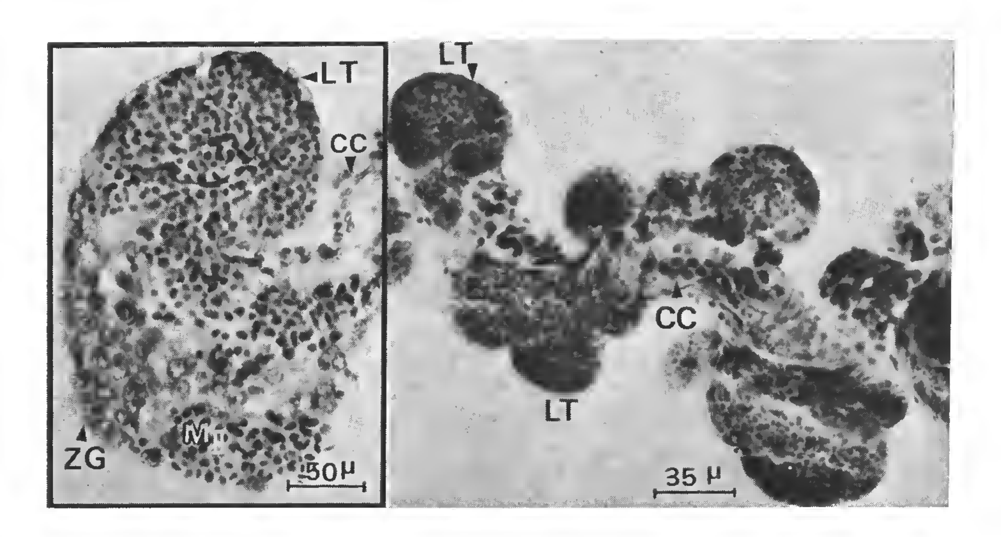


Fig. 12. — Testicule de *R. harrisii* pubère.

Coupe longitudinale et structure histologique d'un lobe testiculaire (encart).

C C : canal collecteur ; L T : lobe testiculaire ; M_{II} : métaphase de 2e division méiotique ; ZG : Zone germinative. (*Phot. A.-R. Devez.*)

L'appareil génital continue sa différenciation. La spermatogenèse se poursuit dans les testicules dont les sinuosités s'accusent. Une région glandulaire boursouflée se différencie un peu au-dessus de la région rectiligne lisse du canal déférent qui est longée par la glande androgène. Cette dernière comprend alors jusqu'à trois petites files cellulaires plus ou moins distinctes. Une gaine musculaire se forme dans la région distale du spermiducte (future région éjaculatrice).

Il ne nous a pas semblé utile d'examiner des individus de rang de mue supérieur puisque les phases essentielles de l'organogenèse sexuelle ont pu être suivies. Toutefois il faut reconnaître que les étapes du passage de la forme tubulaire cylindrique du testicule des individus juvéniles à l'état de grappes de lobes serrés plus ou moins pédiculés, aboutissant à un canal collecteur central chez les individus pubères (fig. 12), restent à élucider. Notons qu'une telle structure se rapproche de celle décrite chez l'Écrevisse *P. l. leptodactylus* (Payen, 1973). En revanche, les observations réalisées chez d'autres Crabes : les Grapsidés, *Eriocheir sinensis* (Hoestlandt, 1948), *Pachygrapsus crassipes* (Chiba et Honma, 1971) et les Portunidés, *Portunus sanguinolentus* (Ryan, 1967*b*), *Carcinus maenas* (Meusy, 1972), rapportent une structure testiculaire plus simple, limitée à celle d'un tube plus ou moins boursouflé et pelotonné. Chez *R. harrisii*, la zone germinative est toujours nettement visible en bordure des lobes (fig. 13) ; comme chez les Amphipodes et d'autres Décapodes : *Carcinus maenas*, *Maia squinado*, *Clibanarius misanthropus* (Meusy, 1972), elle limite des gonies enfermées dans un réseau continu de cellules mésodermiques. Cependant, étant donné la configuration du testicule de *R. harrisii*, cette zone apparaît scindée et localisée uniquement dans les évaginations secondaires de la gonade juvénile. La figure 14 résume l'anatomie macroscopique de l'appareil génital d'un *R. harrisii* mâle pubère.

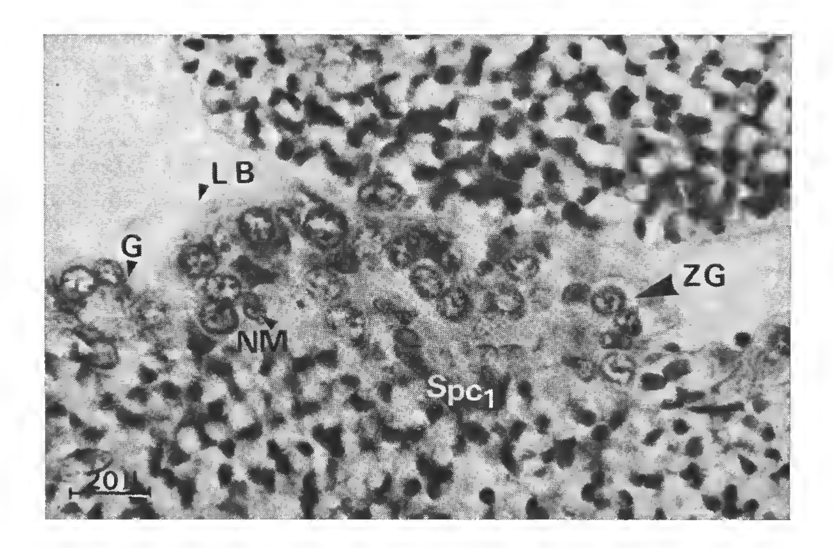


Fig. 13. — Détail de la zone germinative d'un testicule de *R. harrisii* pubère ; remarquer sa localisation à la périphérie des lobes testiculaires.

G : gonie ; L B : lame basale ; N M : noyau de cellule mésodermique ; Spc_1 : spermatocytes I (Primaires) ; Z G : zone germinative.

(*Phot. A.-R. Devez.*)

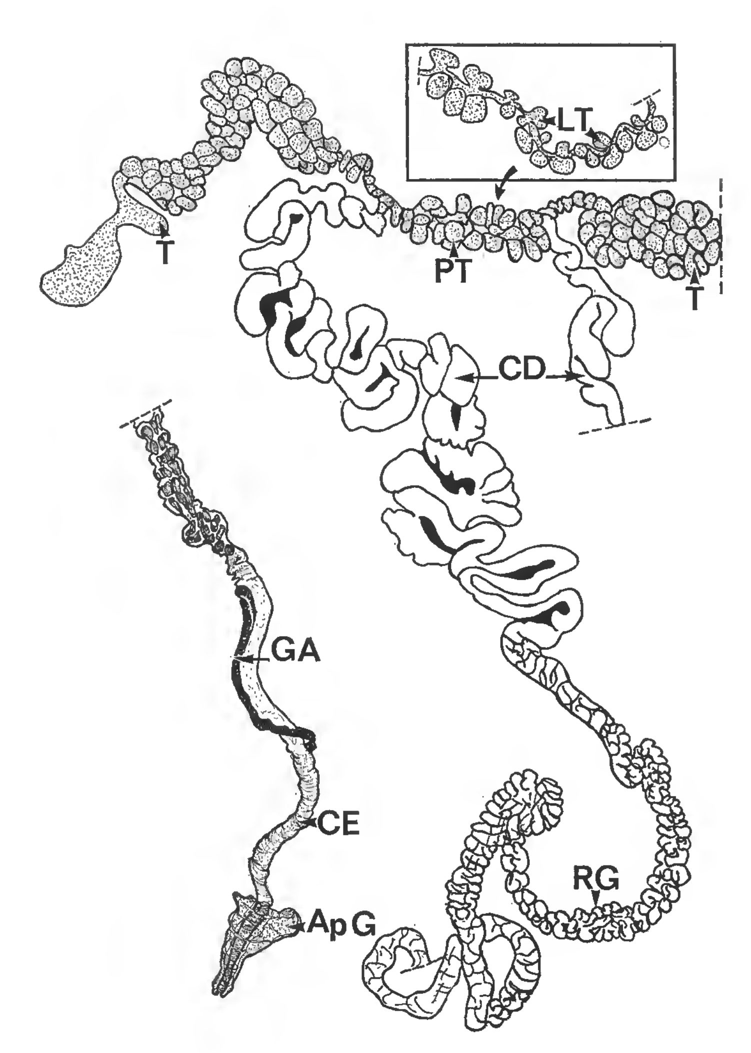


Fig. 14. — Anatomie macroscopique de l'appareil génital mâle d'un *R. harrisii* pubère (1,1 cm de longueur céphalothoracique). L'encart se rapporte à une portion de testicule déroulée.

Ap G : apophyse génitale ; C D : canal déférent ; C E : canal éjaculateur ; G A : glande androgène ; L T : lobe testiculaire ; P T : pont testiculaire ; R G : région glandulaire ; T : testicule.

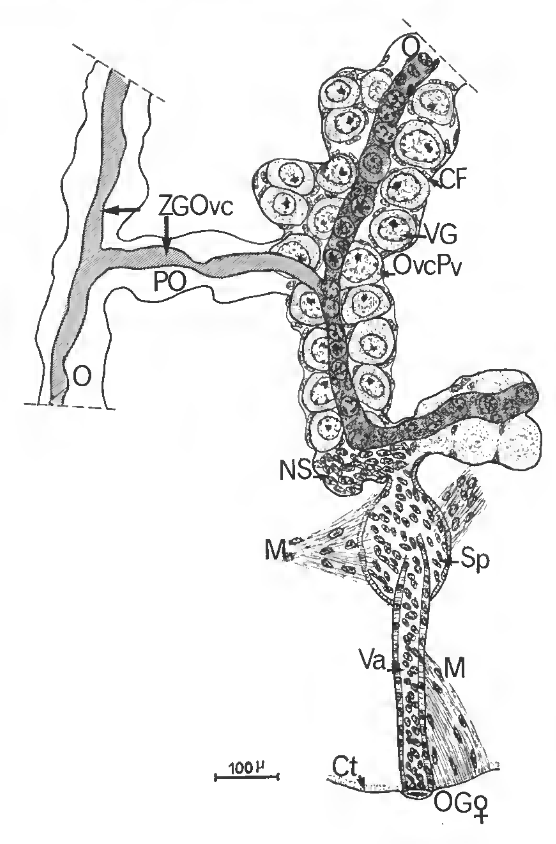


Fig. 15. — Appareil génital femelle de *R. harrisii* au 6e stade postlarvaire. Le développement de la couronne cytoplasmique des ovocytes entraîne des boursouflures sur les ovaires tandis que la zone à gonies et ovocytes à chromosomes visibles est refoulée plus intérieurement.

C F : cellule folliculeuse ; Ct : cuticule ; M : muscle ; N S : noyaux de cellules somatiques ; O : ovaire ; O G ♀ : orifice génital femelle ; Ovc PV : ovocyte en prévitellogenèse ; P O : pont ovarien ; Sp : spermathèque ; Va : vagin ; V G : vésicule germinative ; Z G Ovc : zone à gonies et ovocytes à chromosomes visibles (interne).

Au VIe stade, les pléopodes des femelles présentent des endopodites segmentés pourvus de pinceaux de soies et des exopodites arqués, porteurs d'une frange de soies. L'appareil génital qui s'accroît (fig. 15) ne présente pas une morphologie plus significative qu'au stade précédent. Les ovocytes en prévitellogenèse poursuivent leur croissance dans les ovaires qui prennent une allure boursouflée (156 µ de diamètre moyen). On commence à distinguer une zone profonde ou centrale (celle des gonies et des ovocytes à chromosomes visibles), plus ou moins accolée à un repli vestigial, mal visible, de la paroi ovarienne. Il faut reconnaître qu'une telle structure ovarienne est très banale chez les Brachyoures. Elle a été notamment signalée chez *Callinectes sapidus* (Hard, 1942), *Eriocheir sinensis* (Hoestlandt, 1948), *Gecarcinus lateralis* (Weitzman, 1966), *Portunus sanguinolentus* (Ryan, 1967*a*), *Pachygrapsus marmoratus* (Rouquette, 1970), *Pachygrapsus crassipes* (Chiba et Honma, 1971), *Carcinus maenas* (Laulier, 1972). A partir de cette zone (fig. 16), s'étagent

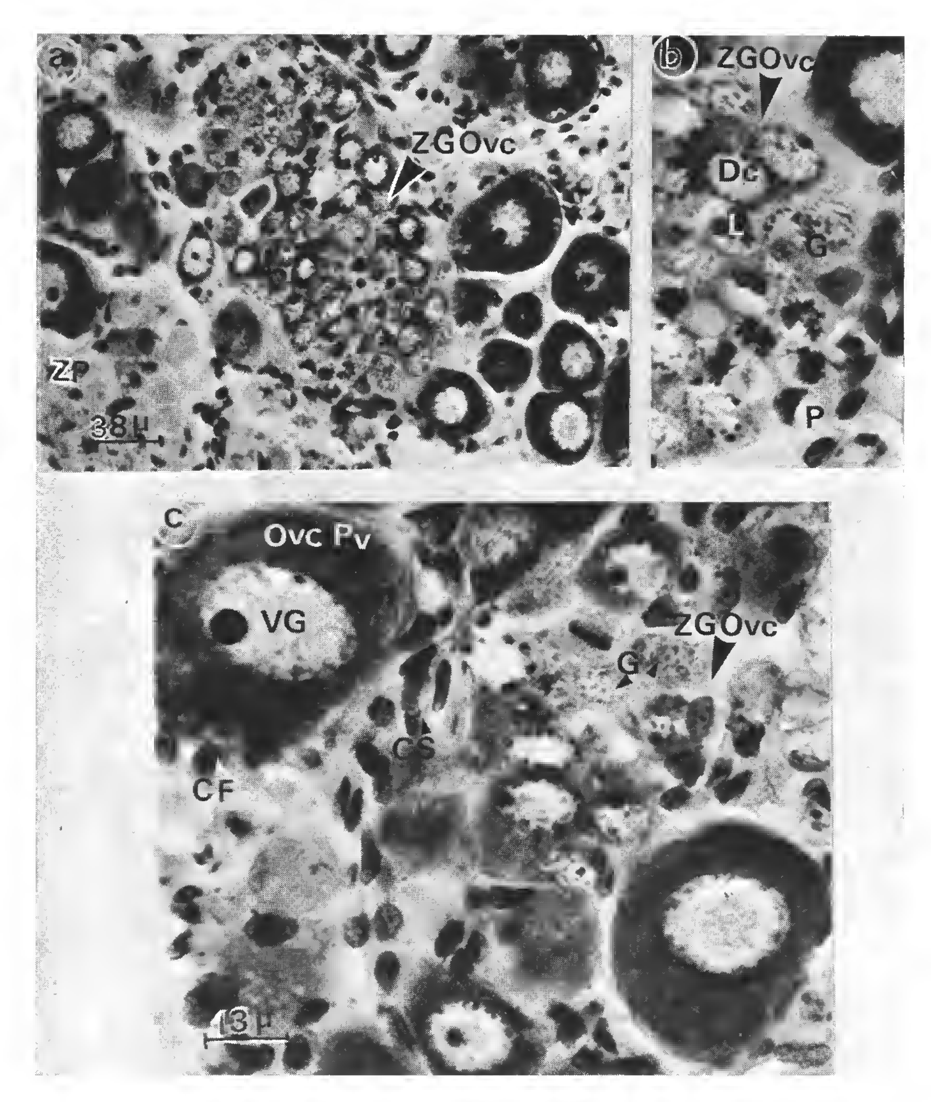


FIG. 16. — Localisation (a) et structure (b, c) de la zone à gonies et ovocytes à chromosomes visibles chez *R. harrisii* femelle pubère. Les différents stades de la prophase de méiose sont aisément reconnaissables.

C F : cellule folliculeuse ; C S : cellule somatique ; Dc : stade diacinèse ; G : gonie ; L : stade leptotène ; Ovc PV : ovocyte en prévitellogenèse ; P : stade pachytène ; V G : vésicule germinative ; Z G Ovc : zone à gonies et ovocytes à chromosomes visibles.

(*Phot. A.-R. Devez.*)

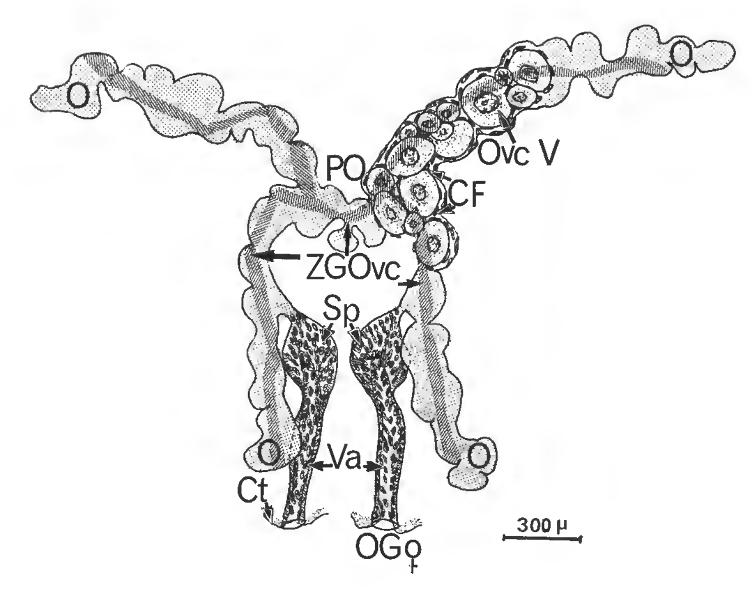


Fig. 17. — Appareil génital femelle de *R. harrisii* en début de vitellogenèse ; seuls quelques ovocytes sont entrés en vitellogenèse. Les bandes hachurées représentent la zone des gonies et ovocytes à chromosomes visibles.

C F : cellule folliculeuse ; Ct : cuticule ; O : ovaire ; O G ♀ : orifice génital femelle ; Ovc V : ovocyte en vitellogenèse ; P O : pont ovarien ; Sp : spermathèque ; Va : vagin ; Z G Ovc : zone à gonies et ovocytes à chromosomes visibles.

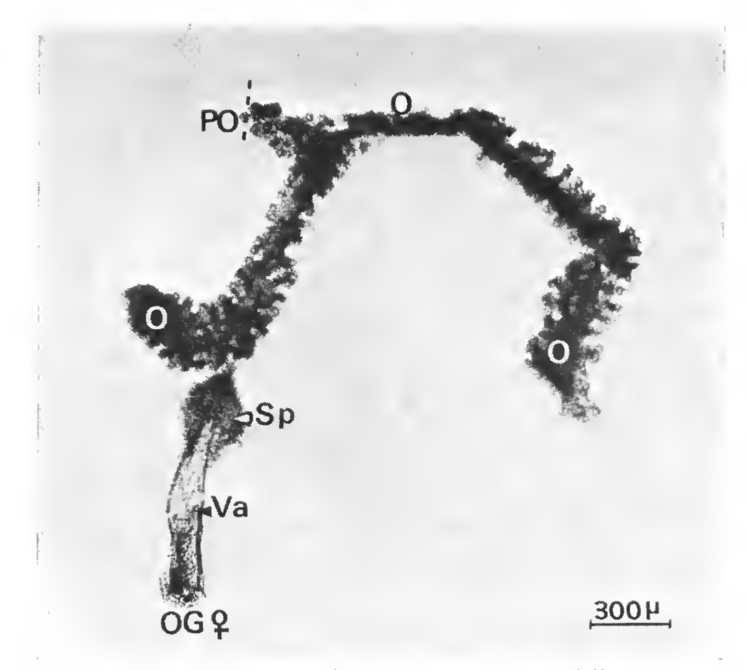


Fig. 18. — Appareil génital femelle de *R. harrisii* pubère.
Les ovocytes en vitellogenèse distendent la paroi de l'ovaire qui se vésiculise.
O : ovaire ; O G ♀ : orifice génital femelle ; P O : pont ovarien ; Sp : spermathèque ; Va : vagin.
(*Phot. A.-R. Devez.*)

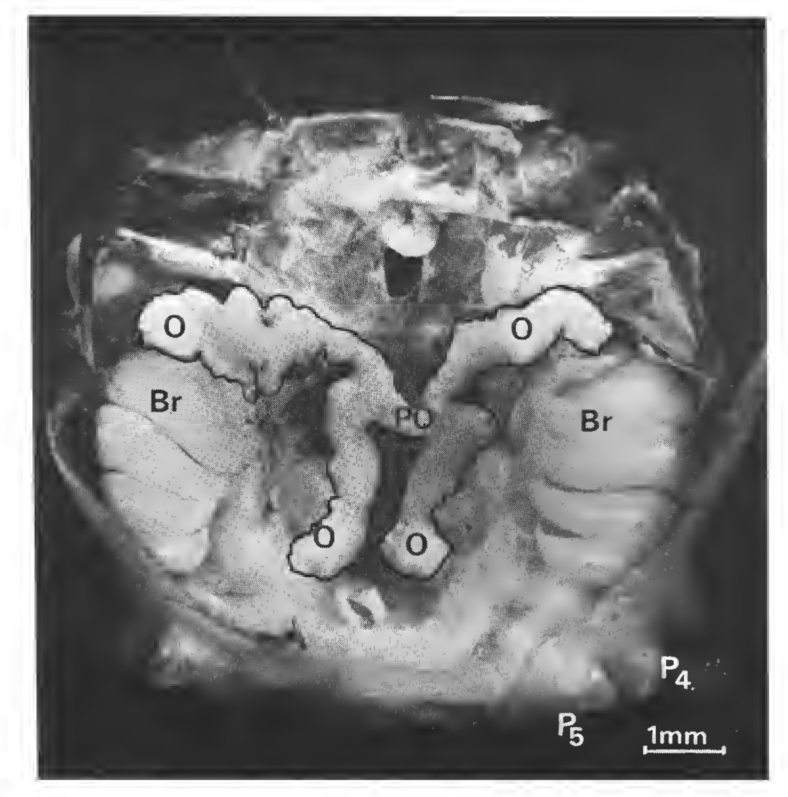


Fig. 19. — Dissection de *R. harrisii* femelle montrant les ovaires matures in situ. Br : branchies ; O : ovaires ; P_4, P_5 : 4e et 5e pattes marcheuses ; P O : pont ovarien.
(*Phot. A.-R. Devez.*)

des chaînes d'ovocytes en voie de développement ; chez les femelles pubères les ovocytes en vitellogenèse sont localisés contre la paroi de l'ovaire qu'ils distendent et vésiculisent (fig. 17, 18, 19).

La configuration du conduit génital femelle semble correspondre au type concave défini par Hartnoll (1968) chez les Crabes pubères, c'est-à-dire qu'une demi-paroi du plancher vaginal reste souple et s'invagine pour s'accoler à la face interne de l'autre moitié. La zone musculaire n'est développée que d'un seul côté ; elle relie l'exosquelette à la paroi invaginée.

Comme pour les mâles, nous n'étendrons pas davantage cette description de l'organogenèse sexuelle, celle-ci ayant franchi ses étapes essentielles. Nous rappellerons que les femelles de *R. harrisii* peuvent devenir ovigères dès qu'elles atteignent une taille voisine de 6 mm de longueur céphalothoracique (Payen, 1969).

4. **Stade VII** (Cr_7)

Au 7e stade postlarvaire, *C. sapidus* a une longueur céphalothoracique comprise entre 6 et 8 mm. Les mâles présentent des gonopodes bien visibles mais toujours petits, non

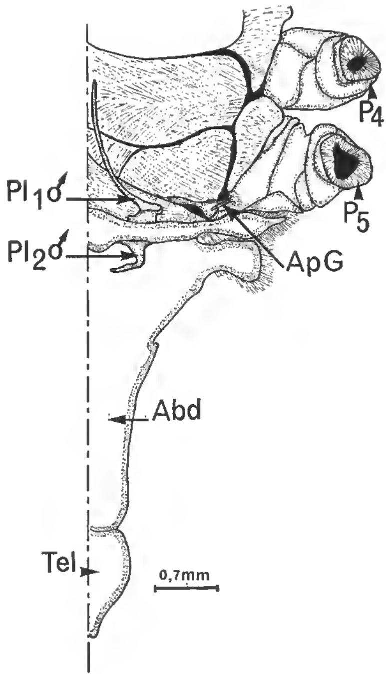


Fig. 20. — Gonopodes et apophyse génitale de *C. sapidus* au 7e stade postlarvaire ; Pl_1 et Pl_2 sont encore petits, non calcifiés et indépendants.
Abd : abdomen ; Ap G : apophyse génitale ; P_4, P_5 : 4e et 5e pattes marcheuses ; Pl_1 ♂, Pl_2 ♂ : 1er et 2e pléopodes mâles ; Tel : telson.

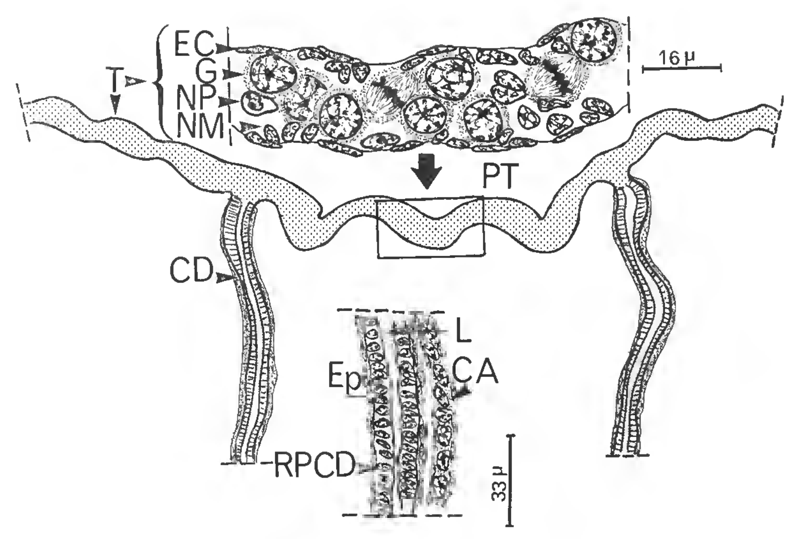


Fig. 21. — Appareil génital mâle de *C. sapidus* au 7e stade postlarvaire. Les testicules sont encore tubulaires et structuralement indifférenciés (gamétogenèse non engagée). Les spermiductes sont filiformes, sans régions diversifiées ; seul un cordon androgène devient visible dans la région subterminale.

C A : cordon androgène ; C D : canal déférent ; E C : enveloppe conjonctive ; Ep : épithélium prismatique ; G : gonie ; L : lumière ; N M : noyau de cellule mésodermique ; N P : noyau pycnotique ; P T : pont testiculaire ; RP CD : région postérieure du canal déférent ; T : testicule.

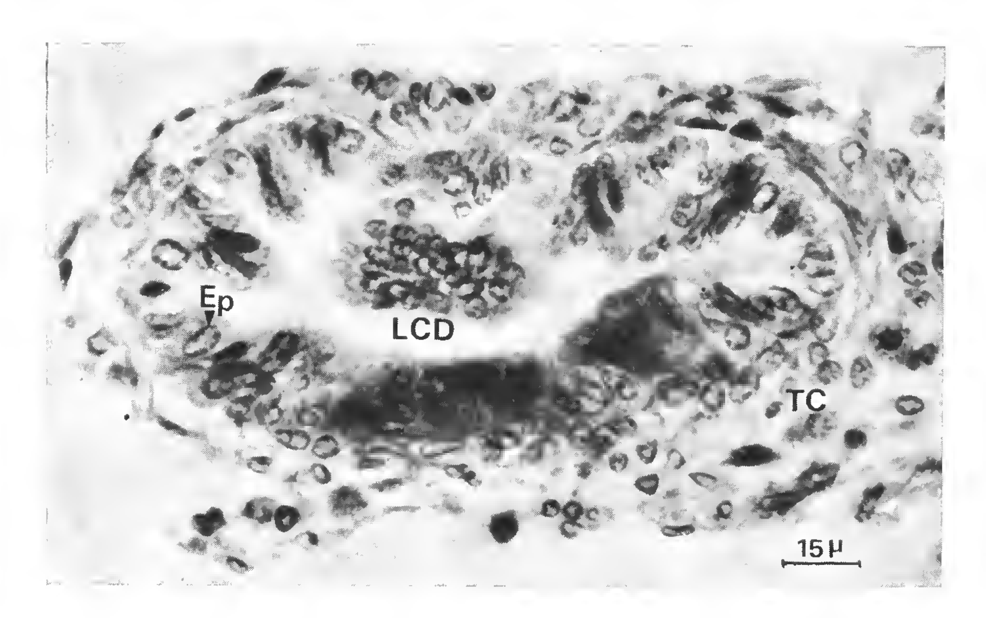


FIG. 22. — Coupe transversale dans la région médiane du canal déférent d'un *C. sapidus* au 7e stade post-larvaire. L'épithélium est formé de groupes de noyaux serrés qui ébauchent les digitations internes qui s'accuseront aux stades suivants.
Ep : épithélium prismatique ; L CD : lumière du canal déférent ; T C : tissu conjonctif.
(*Phot. A.-R. Devez.*)

calcifiés et indépendants. L'apophyse génitale n'est bien différenciée que chez les plus grands individus (fig. 20) ; elle mesure alors 240 µ de long sur 80 à 120 µ d'épaisseur. La structure de l'appareil génital (fig. 21, 22) n'a pas évolué par rapport au stade VI. Il en est de même pour l'appareil femelle (fig. 23), encore très difficile à disséquer, même chez les animaux de 8 mm ; les gonades ont un diamètre moyen de 23 µ et contiennent uniquement des gonies mêlées à des cellules somatiques ; les mitoses goniales y sont assez rares. Remarquons qu'à ce stade, des gonades prélevées aussi bien chez des individus mâles que femelles présentent la même organisation interne. Les gonoductes femelles ne montrent aucune diversification : ils se présentent sous la forme de deux tubes rectilignes reliant les ovaires aux orifices génitaux. Enfin, les endopodites des pléopodes ne sont toujours pas segmentés.

5. Stade VIII (Cr_8) et stades ultérieurs

Au stade VIII, les appareils génitaux de *C. sapidus* sont très grêles et nous n'y avons pas décelé d'évolutions anatomique et structurale particulières. Aussi, n'ayant pu suivre cette espèce au-delà de la 7e mue, nous apporterons les données d'observations concernant les appareils génitaux d'animaux plus âgés, récoltés pour des travaux expérimentaux. Seule leur taille (longueur céphalothoracique) a été retenue pour les classer.

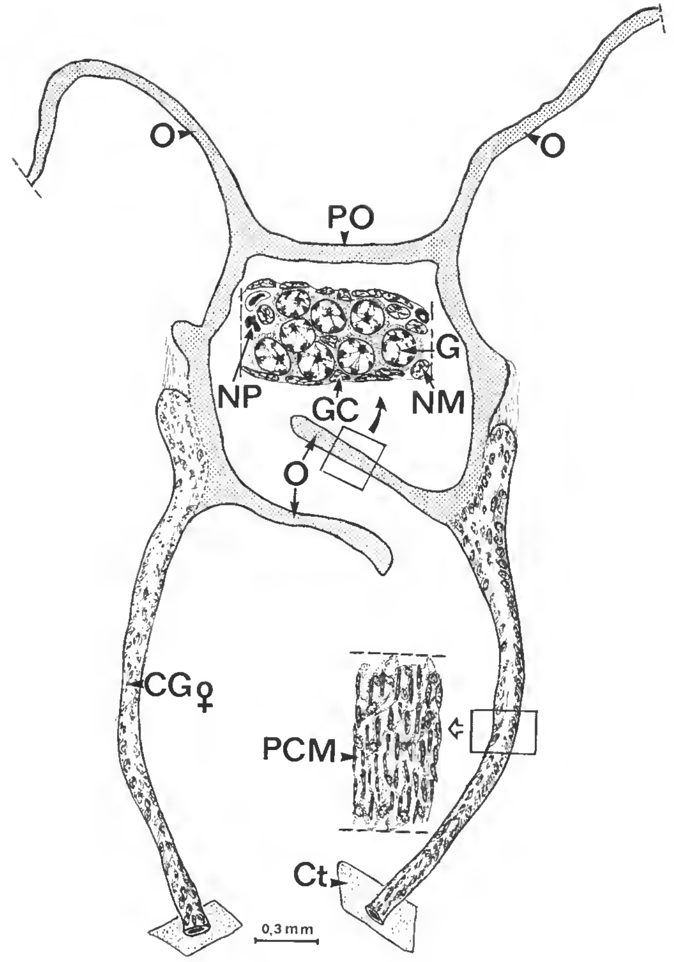


Fig. 23. — Appareil génital femelle de *C. sapidus* au 7e stade postlarvaire. Les ovaires sont tubulaires et structuralement indifférenciés (gamétogenèse non engagée). Les voies génitales ne comportent pas de régions diversifiées.

C G ♀ : conduit génital femelle ; Ct : cuticule ; G : gonie ; G C : gaine conjonctive ; N M : noyau de cellule mésodermique ; N P : noyau pycnotique ; O : ovaires : P CM ; paroi conjonctivo-musculaire ; P O : pont ovarien.

Nous nous sommes attachée à déceler l'apparition des premières prophases de méiose dans les deux sexes.

Il n'a jamais été trouvé d'ovocytes en début de prophase méiotique chez les femelles au-dessous d'une taille au moins égale à 1,5 cm. En revanche, à partir de cette taille, la plupart des ovaires, bien qu'encore tubulaires (diamètre voisin de 45 μ) présentent de tels ovocytes. L'oviducte est difficile à identifier car il est comprimé du fait du grand développement de la spermathèque (largeur moyenne de 480 μ). Le vagin (diamètre voisin de 190 μ) possède à présent une lumière importante. Ses parois épithéliales sont recouvertes d'une

intima cuticulaire. La figure 24 résume la topographie de l'appareil génital d'une femelle juvénile.

Chez les mâles de taille supérieure à 1,3 cm, la morphologie et l'anatomie microscopique de l'appareil génital évoluent considérablement. En particulier les testicules deviennent des tubes sinueux et lobés, emballés dans un tissu conjonctif riche en chromatophores. Les premiers spermatocytes en prophase ont pu être décelés chez des animaux de 1,9 cm. Le pont qui relie les testicules apparaît alors très raccourci et la configuration de l'appareil

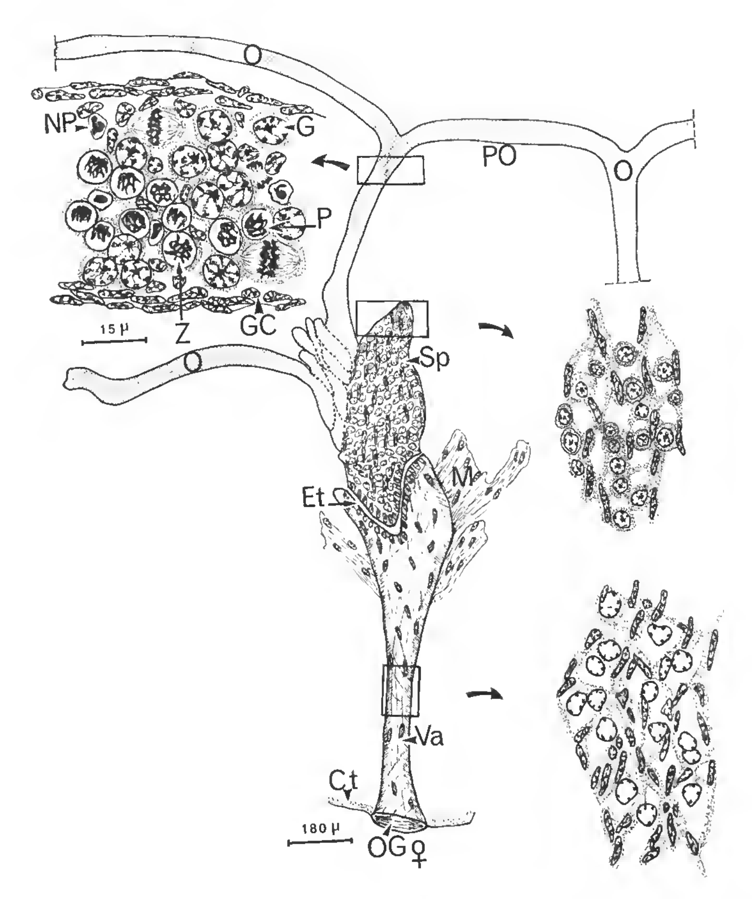


Fig. 24. — Appareil génital femelle de *C. sapidus* d'une longueur céphalothoracique d'environ 1,6 cm. La gamétogenèse est engagée dans les ovaires encore tubulaires ; la spermathèque et le vagin sont nettement différenciés.

Ct : cuticule ; Et : étranglement ; G : gonie ; G C : gaine conjonctive ; M : muscle ; N P : noyau pycnotique ; O : ovaires ; O G ♀ : orifice génital femelle ; P : stade pachytène ; P O : pont ovarien ; Sp : spermathèque ; Va : vagin ; Z : stade zygotène.

génital (fig. 25) ressemble alors davantage à un X qu'à un H, comme pendant les premiers stades postlarvaires. Le canal déférent se différencie en régions diversifiées que nous appellerons, selon la nomenclature de Cronin (1947) pour les Crabes pubères : canal déférent

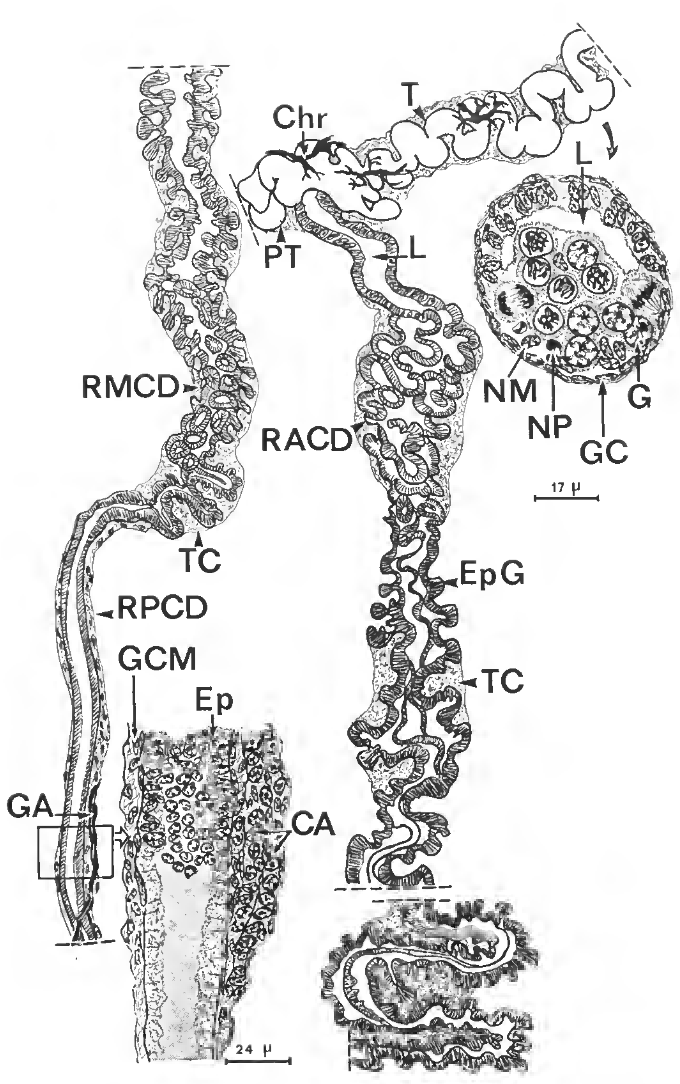


FIG. 25. — Appareil génital mâle de *C. sapidus* d'une longueur céphalothoracique d'environ 2 cm. La gamétogenèse est engagée dans les testicules sinueux et le canal déférent comporte des régions bien différenciées. La glande androgène compte 2 à 3 cordons cellulaires minces.

C A : cordon androgène ; Chr : chromatophore ; Ep : épithélium ; Ep G : épithélium glandulaire ; G : gonie ; G A : glande androgène ; G C : gaine conjonctivo-musculaire ; L : lumière ; N M : noyau de cellule mésodermique ; N P : noyau pycnotique ; P T : pont testiculaire ; RA CD : région antérieure du canal déférent ; RM CD : région médiane du canal déférent ; RP CD : région postérieure du canal déférent ; T : testicule ; T C : tissu conjonctif.

antérieur, canal déférent médian, canal déférent postérieur. La région antérieure est formée de circonvolutions tassées les unes aux autres par rapport à celles, plus lâches, de la région médiane qui est sinueuse ; elle ne porte que de petites boursouflures glandulaires. La région postérieure est caractérisée par de nombreuses poches périphériques, également glandulaires, qui confluent vers la lumière centrale ; elle est longée à son extrémité rectiligne subterminale par une petite glande androgène composée de deux à trois cordons cellulaires très minces qui commencent à se replier sur eux-mêmes et à s'enrouler autour du conduit. Le canal éjaculateur constituant la partie distale de la région postérieure se prolonge extérieurement dans l'apophyse génitale qui peut atteindre jusqu'à 4 mm de long sur 0,7 mm de large. Cette dernière, comme chez *R. harrisii*, est recouverte d'un revêtement cuticulaire souple et vient se loger dans la base du premier pléopode. Les gonopodes sont à présent calcifiés (fig. 26) ; Pl_2 est emboîté dans la gouttière de Pl_1.

Toutes les phases de la spermatogenèse ont été repérées à partir d'une taille de 3 cm. Chez de tels mâles, l'appareil génital présente une différenciation morphologique et une structure pratiquement définitives, caractéristiques des individus pubères. Cette anatomie a été bien décrite par CRONIN (1947). Nous en rappelons les points essentiels : les testicules (diamètre voisin de 205 μ) sont très boursouflés et comprennent des lobes divisés

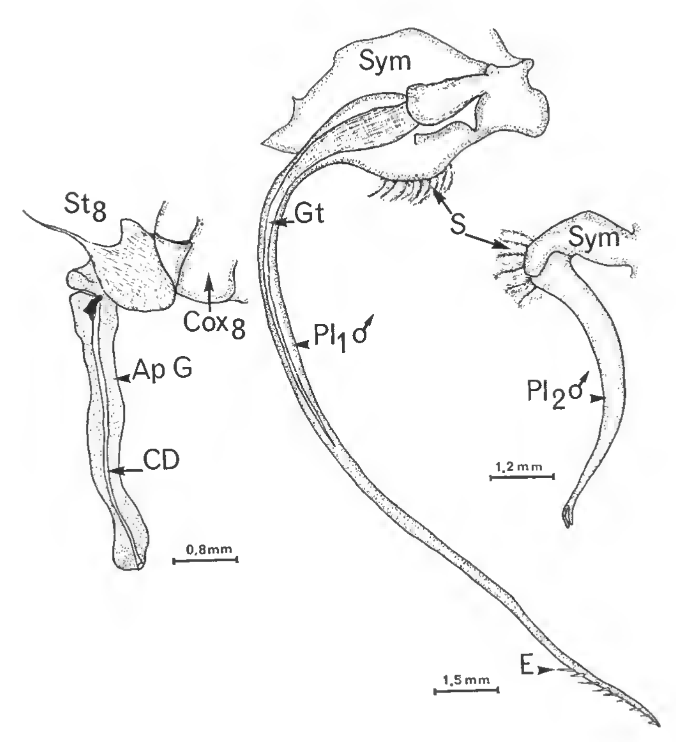


FIG. 26. — Gonopodes et apophyse génitale de *C. sapidus* d'environ 2,2 cm de longueur céphalothoracique. Pl_1 et Pl_2 ont pratiquement atteint leur morphologie définitive.

Ap G : apophyse génitale ; C D : canal déférent ; Cox_8 : coxopodite du 8[e] appendice thoracique; E : épine du télopodite ; Gt : gouttière ; Pl_1 ♂ : 1[er] pléopode mâle gauche (face postérieure) ; Pl_2 ♂ : 2[e] pléopode gauche (face antérieure) ; S : soie ; St_8 : 8[e] sternite thoracique ; Sym : sympodite (protopodite).

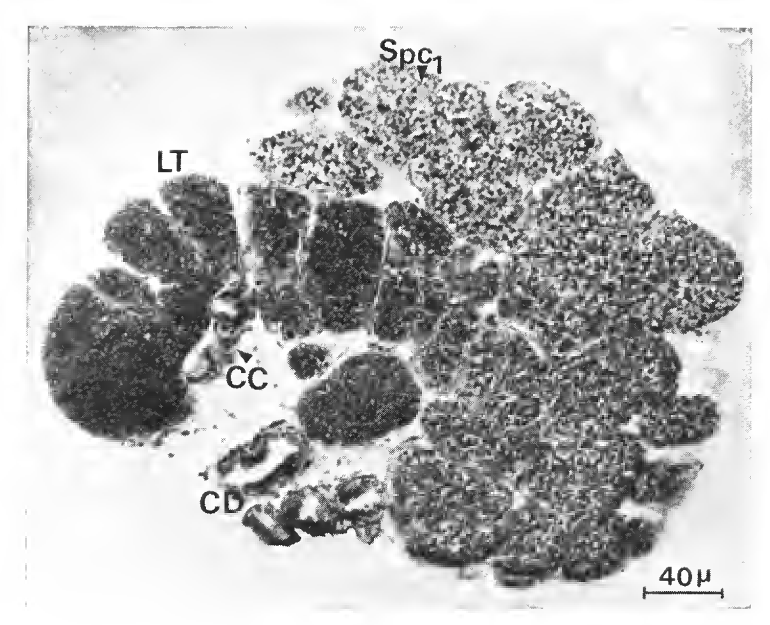


Fig. 27. — Coupe transversale d'un testicule de *C. sapidus* prépubère (2,8 cm de longueur céphalothoracique). Des canaux collecteurs desservent lobes et lobules pour l'évacuation des spermatozoïdes.
C C : canal collecteur ; C D : canal déférent ; L T : lobe testiculaire ; Spc_1 : spermatocytes primaires.

(*Phot. A.-R. Devez.*)

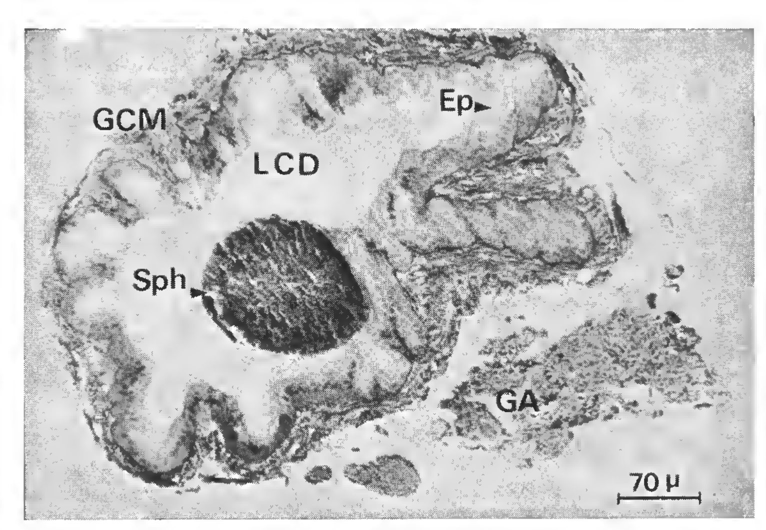


Fig. 28. — Coupe transversale dans la région postérieure du canal déférent d'un *C. sapidus* pubère. Un spermatophore y est en transit.
Ep : épithélium prismatique ; G A : glande androgène ; G CM : gaine conjonctivo-musculaire ; L C D : lumière du canal déférent ; Sph : spermatophore.

(*Phot. A.-R. Devez.*)

eux-mêmes en lobules (fig. 27). Chaque lobule est entouré par une enveloppe conjonctive ; sa cavité peut confluer soit avec celle des lobules voisins, soit avec les canaux collecteurs qui desservent lobes et lobules. Nous préférons rejeter le terme de « tubes séminifères » utilisé par Cronin pour celui de canaux collecteurs dont l'appellation correspond mieux à la fonction. Les ramifications des lobes et lobules reçoivent les spermatozoïdes qui sont collectés par un canal collecteur principal. Comme chez *R. harrisii*, on remarque toujours le long de la paroi des lobules, quelques gonies et cellules somatiques qui constituent une zone germinative telle qu'elle a été décrite chez *C. maenas* (Meusy, 1972). En dehors de cette zone, chaque lobule possède des cellules au même stade de développement. Le canal déférent antérieur, fortement pelotonné, porte un épithélium spécialisé à la fois dans l'élaboration de sécrétions nécessaires à la constitution des spermatophores et dans le stockage puisque le transport de ceux-ci. Nous n'avons pas trouvé de spermatophores avant les Crabes n'aient atteint une longueur céphallothoracique minimale de 4,3 cm. Le canal déférent médian constitue, comme le mentionne Cronin (1947) « the most massive portion of the system » ; son épithélium est sécréteur. La région postérieure (fig. 28) qui comprend antérieurement de nombreuses digitations et évaginations internes est aussi glandulaire. Dans une récente publication nous avons étudié la structure de la glande androgène des Crabes pubères (Payen, Costlow et Charniaux-Cotton, 1971). Notons que cet organe, encore non identifié, avait été observé et décrit par Cronin en 1947. C'est probablement la seule description de cette glande avant son identification (Charniaux-Cotton, 1954).

Il nous a été possible de déterminer l'entrée des ovocytes en première croissance chez les femelles d'une taille approximative de 2,5 cm. Avant cette taille on peut trouver des ovocytes en prophase à chromosomes visibles mais rarement de jeunes ovocytes en crois-

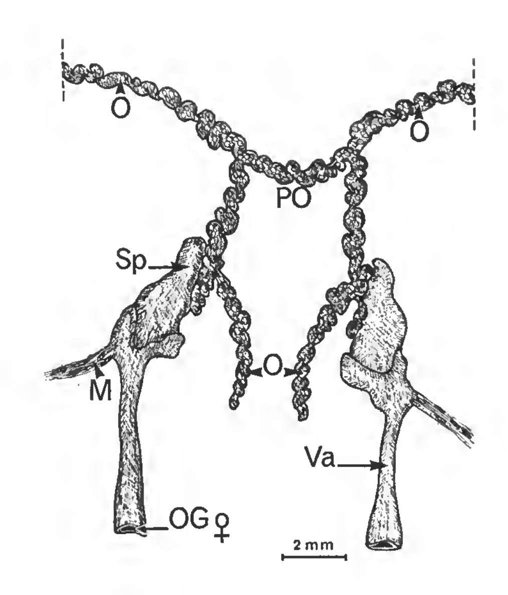


Fig. 29. — Topographie de l'appareil génital femelle du *C. sapidus* prépubère (2,8 cm de longueur céphalothoracique). Tous les ovocytes sont encore en prévitellogenèse.

M : muscle ; O : ovaires ; O G ♀ : orifice génital femelle ; P O : pont ovarien ; Sp : spermathèque ; Va : vagin.

sance. La figure 29 résume la topographie de l'appareil reproducteur d'une femelle juvénile prépubère. Nous n'avons pas d'idée précise quant au moment du démarrage de la vitellogenèse qui paraît tardive ; celle-ci commencerait à l'étape II définie par HARD (1942). En effet, cet auteur s'est attaché à suivre les stades de l'ovogenèse après la mue de puberté, pendant laquelle a lieu la copulation, et qui, selon CHURCHILL (1919) et TRUITT (1939), serait la mue finale, c'est-à-dire la 18e, la 19e ou la 20e mue après la métamorphose (VAN ENGEL, 1958). Malgré l'absence de mensurations céphalothoraciques, cinq étapes ont été distinguées par HARD. La 1re se situe immédiatement après la mue de puberté lorsque l'ovaire ne contient que des « immature eggs grouped in units » (?). La 2e caractérise le début du dépôt de vitellus. A la 3e étape, l'ovaire est rempli à la fois d'ovocytes en vitellogenèse sur le point d'être pondus et de jeunes ovocytes en croissance ; la ponte survient en cette fin d'étape. Durant la 4e, qui est intermédiaire entre la première et la deuxième ponte, les jeunes ovocytes qui se sont développés au cours de l'étape précédente entrent à leur tour en vitellogenèse et sont pondus. A la 5e étape, les ovaires ont un aspect flétri. Il y a donc un développement de nouveaux ovocytes mais ceux-ci dégénèrent. Seules deux pontes auraient lieu chez la majorité des femelles ; la première ponte surviendrait deux à neuf mois après l'accouplement (WILLIAMS, 1965).

La particularité de *C. sapidus* par rapport aux autres Crabes, chez qui les modalités du déclenchement de la vitellogenèse sont d'ailleurs mal connus, résiderait dans le fait que le dépôt de vitellus ne se produit qu'après l'accouplement et jamais avant celui-ci ; ajoutons que la coordination de certains facteurs découverts plus récemment semble impliquée dans ce phénomène ; ce sont :

— la levée de l'inhibition pédonculaire (DRACH, 1955) ;

— la présence de la « fraction protéique femelle » (MEUSY, JUNÉRA et CROISILLE, 1971) ;

— un signal positif de démarrage (CHARNIAUX-COTTON et TOUIR, 1973) ;

— des conditions externes favorables (température notamment).

B. — AUTRE ÉTUDE

Nous avons examiné des *Carcinus maenas* de taille croissante et de longueur céphalothoracique supérieure à 4 mm.

A partir de 4,2 mm de long, il est possible de déceler, outre les orifices femelles qui sont apparus à une taille moyenne de 3 mm, les ébauches des orifices sexuels mâles. Les apophyses génitales ne se différencient que chez les mâles de taille au moins égale à 6 mm : elles mesurent alors 125 μ de long (fig. 30). Signalons qu'elles mesurent 300 μ sur 75 μ de diamètre chez des Crabes de 7,6 mm. Quatre paires de pléopodes biramés (Pl_2, Pl_3, Pl_4 et Pl_3) aux endopodites encore non segmentés se développent chez les femelles et deux paires uniramées (Pl_1 et Pl_2) chez les mâles. Les appareils génitaux des deux sexes sont encore très filiformes et peu différenciés.

Aux environs de 5,5 mm, les femelles présentent un début de segmentation des endopodites des pléopodes. Les ovaires apparaissent structuralement indifférenciés et les conduits

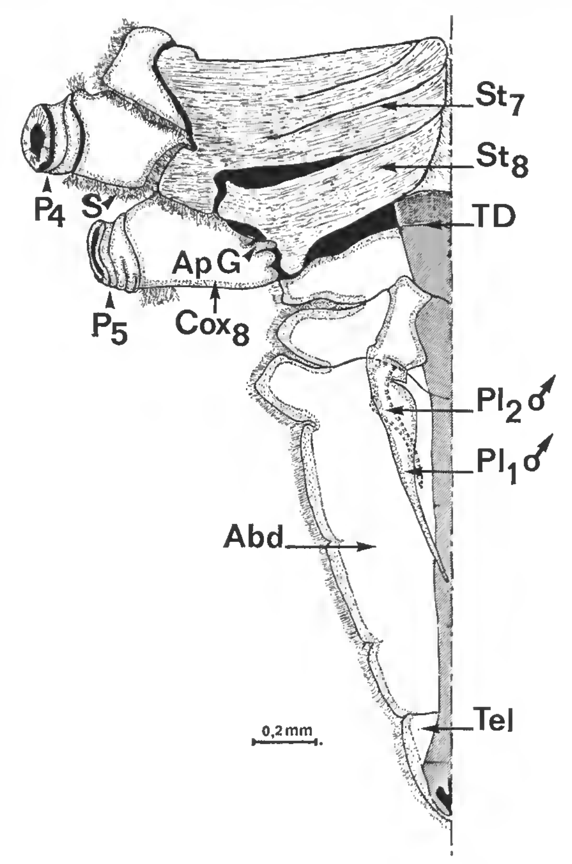


Fig. 30. — Gonopodes et apophyse génitale de *C. maenas* d'environ 6 mm de longueur céphalothoracique. Pl_1 et Pl_2 sont encore indépendants.
Abd : abdomen ; Ap G : apophyse génitale ; Cox_8 : coxopodite du 8e appendice thoracique ; P_4, P_5 : 4e et 5e pattes marcheuses ; Pl_1 ♂, Pl_2♂ : 1er et 2e pléopodes mâles ; S : soie ; St_7 et St_8 : 7e et 8e sternites thoraciques ; T D : tube digestif ; Tel : telson.

génitaux de 30 μ de diamètre environ sont complètement formés, avec lumière visible (pl. VI, 7 ; fig. 31). Notons toutefois que ceux-ci sont encore difficiles à repérer en coupe transversale (pl. VI, 9). La spermathèque se différencie en un léger renflement très aplati dans le sens antéro-postérieur. Dans sa partie terminale, l'épithélium vaginal est recouvert d'une fine couche cuticulaire (pl. VI, 8). Chez les Crabes pubères la spermathèque et le vagin sont dans le prolongement l'un de l'autre et ce dernier est uniformément entouré par une couche musculaire. Contrairement à *R. harrisii* (Xanthidé), qui se rapporte au type concave, une telle configuration du conduit génital appartient, comme celle de *C. sapidus* (Portunidé), au type simple décrit par Hartnoll (1968).

L'appareil génital mâle ne présente pas de modifications importantes avant une taille moyenne de 7,3 mm ; son anatomie morphologique et structurale est alors comparable à celle que nous avons décrite chez *C. sapidus* au 7e stade (fig. 21). C'est à peu près à cette

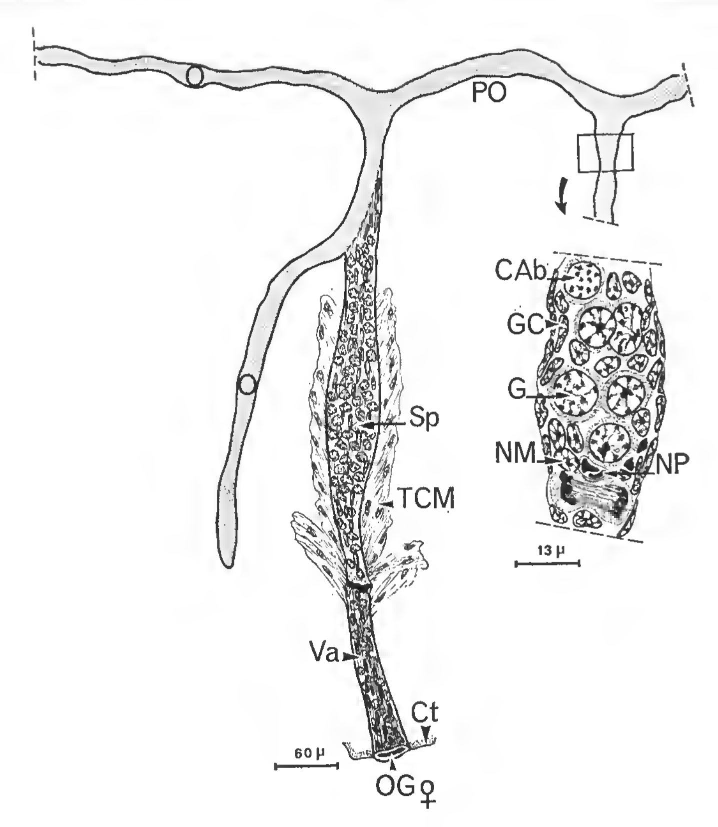


Fig. 31. — Appareil génital femelle de *C. maenas* de 6,5 mm de longueur céphalothoracique. Les ovaires sont structuralement indifférenciés : ils ne renferment que des gonies et des cellules somatiques.
C Ab : cellule aberrante ; Ct : cuticule ; G : gonie ; G C : gaine conjonctive ; N M : noyau de cellules mésodermiques ; N P : noyau pycnotique ; O : ovaire ; O G ♀ : orifice génital femelle ; P O : pont ovarien ; Sp : spermathèque ; T CM : tissu conjonctivo-musculaire ; Va : vagin.

dimension qu'il nous a été possible de distinguer dans la région subterminale du canal déférent (diamètre compris entre 30 et 35 µ) quelques cellules androgènes agencées en un cordon plus ou moins replié, de 6,5 µ de diamètre (pl. VI, 2). Il est intéressant de rappeler qu'à cette taille de 7 mm environ, Demeusy (1967) a pu mettre en évidence un point critique dans la courbe de croissance relative des Pl_1 sur lesquels se creuse une petite gouttière ventrale.

Il se peut que les cellules androgènes puissent être décelées à une taille légèrement inférieure ; il nous fut cependant impossible de distinguer, comme l'ont observé Veillet et Graf (1965), un massif cellulaire androgène chez *C. maenas* au premier stade Crabe.

La différenciation de l'appareil génital mâle au-delà d'une taille de 9 mm ne sera pas rappelée car elle a été minutieusement suivie par Demeusy (1960) jusqu'à la puberté. Signalons notamment que la spermatogenèse débuterait vers une taille comprise entre 11 et 14 mm. L'appareil génital des femelles a été également étudié par Demeusy (1962). Cet auteur a particulièrement bien sérié les étapes de la mise en activité des ovaires. En

accord avec cet auteur, nous avons décelé le démarrage de l'ovogenèse qui est caractérisé par l'entrée des premiers ovocytes en prophase de méiose lorsque la longueur céphalothoracique atteint 9 à 10 mm. Enfin, le même auteur a étudié l'évolution des différents caractères sexuels externes qui permettent de reconnaître le stade pubère d'un *C. maenas* femelle (Demeusy, 1958).

C. — Conclusions

Les observations faites après la différenciation des sexes qui a eu lieu au stade III nous ont permis de suivre, au cours des mues postlarvaires, le développement des caractères sexuels vers la réalisation de leur forme définitive.

Pléopodes

Mâles. Chez les mâles, la disparition de l'exopodite de Pl_2 et celle des autres pléopodes (Pl_3, Pl_4 et Pl_5) est quasi générale au stade IV chez *R. harrisii* et au stade VI chez *C. sapidus*. La morphogenèse des gonopodes (Pl_1 et Pl_2) évolue très vite chez *R. harrisii* où, dès le stade IV, une petite gouttière commence à se dessiner sur la face postérieure de Pl_1, alors qu'elle n'apparaît qu'au stade VI chez *C. sapidus*. A ce stade (VI), chez *R. harrisii*, les gonopodes se calcifient et ne sont plus indépendants, Pl_2 s'emboîte dans la gouttière de Pl_1 ; de tels phénomènes se réalisent bien après le stade VIII chez *C. sapidus* (vers une taille de 1,9 cm de long, en corrélation avec le développement de la glande androgène et le démarrage de la spermatogenèse). La réalisation définitive de la structure des pléopodes mâles apparaît donc acquise dès le VIe stade postlarvaire chez *R. harrisii* et pour une taille voisine de 1,9 mm chez *C. sapidus* ; elle se situe vers 12,5 mm chez *C. maenas*.

Femelles. Chez *C. sapidus* jusqu'au stade VIII, les femelles portent quatre paires de petits pléopodes biramés, aux endopodites non pédiculés et non revêtus de soies, alors que chez *R. harrisii* elles acquièrent la segmentation des endopodites et des exopodites dès le stade V et que les soies apparaissent au stade VI. Ces derniers phénomènes seraient réalisés aux stades V et VI chez *C. maenas* (Shen, 1935).

Ouvertures génitales

Femelles. Les fentes génitales femelles, décelables dès le stade III, sont aisément distinguées chez *C. sapidus* et *R. harrisii* au stade IV, de même que chez *C. maenas* de 4,2 mm de longueur céphalothoracique moyenne.

Mâles. De petites apophyses génitales plus ou moins naissantes existent chez *R. harrisii* mâle dès le stade IV ou V et chez *C. sapidus* dès le stade VI ou VII. Elles apparaissent également différenciées chez *C. maenas*, à une longueur céphalothoracique d'environ 6 mm. Au stade VI, elles sont bien développées chez *R. harrisii* et s'insèrent dans un foramen localisé sur Pl_1 ; il en est de même chez *C. sapidus* d'une taille voisine de 1,9 cm. Gonopodes et apophyses génitales se développent donc simultanément.

Appareil génital

Mâle. C'est au stade IV que l'ébauche de la glande androgène a pu être reconnue dans la région subterminale du canal déférent chez *R. harrisii*. Ensuite, des modifications

concomitantes apparaissent au stade V : formation de circonvolutions dans la région antérieure du spermiducte, développement de la glande androgène, démarrage de la spermatogenèse dans les testicules sinueux. Au stade VI, chez ce même Crabe, le canal déférent poursuit sa différenciation en régions diversifiées et le testicule acquiert la morphologie définitive qu'il a chez le Crabe prépubère (lobes et lobules reliés à un canal collecteur). Chez *C. sapidus* la gonade des mâles (comme celle des femelles) reste filiforme et structuralement indifférenciée pendant les cinq premiers stades postlarvaires : elle ne contient que des gonies et des cellules somatiques ; les canaux déférents sont grêles. Au stade VI, un mince cordon androgène se développe, mais, jusqu'au stade VIII, ni le testicule, ni le spermiducte n'évoluent réellement. Le démarrage de la spermatogenèse, la différenciation de régions glandulaires diversifiées sur le canal déférent et une certaine évolution de la glande androgène ont été notés pour une taille voisine de 1,9 cm. La spermatogenèse semble être complète vers une taille de 3 cm et la présence de spermatophores a été repérée pour une taille de 4,3 cm. Chez *C. maenas*, l'appareil génital évolue également lentement par rapport à *R. harrisii*. La différenciation de la glande androgène se ferait chez des animaux de longueur céphalothoracique comprise entre 6 et 7,5 mm. La spermatogenèse ne débuterait que vers une taille de 12,5 mm.

Femelle. Chez *R. harrisii*, la jonction des ébauches ectodermiques et mésodermiques des voies génitales femelles semble être définitivement établie au stade IV puisque la différenciation en oviducte, spermathèque et vagin se réalise très vite. Au niveau des ovaires, l'ovogenèse se poursuit activement mais ce n'est qu'au stade V, où des ovocytes ont commencé leur première croissance, que se différencie une zone particulière que nous avons appelée zone à gonies et ovocytes à chromosomes visibles ; cette zone n'apparaît pas accolée à la paroi. L'existence d'un revêtement cuticulaire sur l'épithélium vaginal devient apparent. Au stade VI, par suite de l'augmentation du nombre d'ovocytes en prévitellogenèse, l'ovaire prend une allure boursouflée. La configuration du conduit génital a été définie comme appartenant au type concave (Hartnoll, 1968).

Aucune évolution notable de la morphologie et de la structure de l'appareil génital femelle de *C. sapidus* n'a été mise en évidence pendant les huit premiers stades postlarvaires : les conduits génitaux ne comportent pas de régions diversifiées et l'entrée en ovogenèse n'apparaît que vers une taille moyenne de 1,5 cm. L'oviducte devient court et mal identifiable tandis que la spermathèque et le vagin se développent. Le démarrage de la première croissance des ovocytes semble se situer vers une taille de 2,5 cm. La configuration du conduit génital a été définie comme appartenant au type simple (Hartnoll, 1968).

Chez *C. maenas*, l'appareil génital reste filiforme et structuralement peu différencié jusqu'à une longueur céphalothoracique moyenne de 5,5 mm (les ovaires ne contiennent que des gonies et des cellules somatiques). Toutefois, le revêtement cuticulaire souple du vagin est décelable sur les coupes histologiques. Ensuite, vers une taille de 9 à 10 mm, la spermathèque et le vagin se différencient pendant que l'ovogenèse commence. Comme chez *C. sapidus* la configuration du conduit génital appartient au type simple (Hartnoll, 1968).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET DISCUSSION

L'étude chronologique de la morphogenèse sexuelle réalisée chez quelques Crabes Cyclométopes au cours de la vie embryonnaire, larvaire et postlarvaire a permis de rendre compte de la réalisation du dimorphisme sexuel de l'appareil génital et des pléopodes. Après une étape indifférenciée qui s'étend sur les stades embryonnaires, larvaires et le premier stade postlarvaire (Cr_1), c'est au stade II (Cr_2) (chez *R. harrisii*, *C. sapidus* et *M. mercenaria*) que les différences entre les sexes femelle et mâle sont reconnaissables extérieurement par l'existence ou la non existence d'ébauches d'orifices génitaux du type femelle. Cette distinction est confirmée chez les deux premières espèces par la présence ou l'absence de la première paire de pléopodes (Pl_1) ; celle-ci ne se différencie qu'au stade IV chez *M. mercenaria*.

L'impossibilité d'obtenir des préparations d'appareils génitaux isolés entiers pendant les derniers stades larvaires et les premiers stades postlarvaires n'ont pas permis de voir si la différenciation sexuelle des gonades commençait par une répartition différente du tissu somatique par rapport aux gonies. En effet, chez *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* une telle étape précède l'acquisition de la structure anatomique typique du futur ovaire ou du futur testicule (Payen, 1973) : nombre élevé de gonies et faible abondance du tissu somatique chez les femelles, nombre peu élevé de gonies réparties dans un tissu somatique important chez les mâles.

Le sexe des appareils génitaux devient reconnaissable au stade III (Cr_3). Chez les femelles, il existe un diverticule gonadique postérieur prolongeant les gonades larvaires. La voie déférente s'oriente vers le 6e segment thoracique où sont localisées les fentes génitales ; elle est constituée d'une portion mésodermique jouxtant les gonades et d'une portion ectodermique terminale. Chez les mâles, la morphologie des gonades est identique à celle des gonades indifférenciées des mégalopes (pas de diverticule postérieur) et la voie déférente, uniquement mésodermique, s'oriente vers le 8e segment thoracique. A ce même stade (III) nous avons constaté, comme chez *P. l. leptodactylus*, la même connexion des voies génitales mésodermiques d'origine gonadique (une seule paire) : seule leur orientation permet de déterminer, à la dissection, le sexe de l'appareil génital.

Les études menées chez différentes espèces nous ont permis de poursuivre l'établissement du dimorphisme sexuel au niveau des pléopodes. Ces appendices uniramés apparaissent à l'avant-dernier stade zoé ; ils deviennent biramés chez les mégalopes. La première paire (Pl_1) fait toujours défaut chez les mégalopes. Au premier stade Crabe (Cr_1) Pl_2, Pl_3, Pl_4 et Pl_5 apparaissent à nouveau uniramés. La réduction d'un appendice fondamentalement biramé à un exopodite est un fait relativement rare chez les Crustacés et vaut d'être souligné : en effet, dans les appendices uniramés c'est très généralement l'endopodite qui persiste. A partir du stade II (Cr_2) a lieu l'apparition des Pl_1 chez les mâles de *C. sapidus* et *R. harrisii* ; rappelons qu'il en est de même chez *C. maenas* (Shen, 1935). Cette apparition pose le problème de la réalisation des caractères sexuels externes mâles. En effet, on sait que chez les Amphipodes et les Isopodes (Péracarides), la glande androgène est respon-

sable du déterminisme des caractères sexuels mâles internes et externes (Charniaux-Cotton, 1965 ; Legrand et Juchault, 1972). Il semblerait en être de même chez les Décapodes (Eucarides) gonochoriques (cf. Demeusy, 1970) ; toutefois, l'étude actuelle ne nous a pas permis de distinguer d'ébauche androgène pendant les trois premiers stades post-larvaires chez *R. harrisii* et pendant les cinq premiers chez *C. sapidus*. Doit-on l'imaginer tout de même présente mais réduite à deux ou trois cellules actives capables d'induire la différenciation de la première paire de pléopodes, ou bien est-il plus raisonnable de concevoir que les pléopodes, la direction des gonoductes, la formation d'un diverticule gonadique femelle, les ouvertures génitales femelles se différencient directement sous le contrôle de leur constitution génétique ? En tout état de cause, des expériences d'implantation de glandes androgènes chez des femelles mûres peuvent conduire à la réalisation des caractères sexuels mâles (Charniaux-Cotton, 1958 ; Payen, 1969). Il faut remarquer que chez *M. mercenaria* la différenciation des Pl_1 survient tardivement (stade IV) par rapport à *R. harrisii* et *C. sapidus* ; néanmoins, il est possible de reconnaître le sexe des Crabes au stade II comme chez les autres espèces étudiées. De plus, chez les jeunes Écrevisses, *P. l. leptodactylus*, si le sexe de l'appareil génital est reconnaissable très tôt, en l'absence des glandes androgènes, les pléopodes ne se différencient dans le sens mâle qu'au moment où celles-ci s'individualisent (Payen, 1973) ; les Écrevisses se distinguent donc des Crabes par le moment de la différenciation de leurs pléopodes I qui existent antérieurement dans les deux sexes mais à l'état indifférencié. Précisons qu'en aucun cas nous n'avons pu confirmer les observations de Veillet et Graf (1965) selon lesquelles les jeunes *C. maenas* au stade I seraient déjà sexuellement différenciés et possèderaient les ébauches du sexe opposé comme chez les Péracarides.

Après la mise en évidence de la différenciation sexuelle, l'évolution prépubérale mâle de l'appareil génital et des pléopodes a été analysée de façon suivie. A partir du stade IV (Cr_4), quand s'individualise la glande androgène chez *R. harrisii*, des phénomènes synchrones ont été observés au niveau des spermiductes (formation de régions pelotonnées), des testicules (démarrage de la spermatogenèse au stade V), des ouvertures mâles (poussée des apophyses génitales) et des gonopodes (creusement d'une gouttière sur Pl_1, disparition de l'exopodite sur Pl_2). Chez *C. sapidus*, la glande androgène s'individualise au stade VI. A ce stade les apophyses génitales se différencient et les gonopodes montrent une évolution semblable à celle de *R. harrisii* au stade IV. Cependant la gamétogenèse mâle n'est engagée que plus tard, lorsque la longueur céphalothoracique atteint 1,9 cm ; c'est alors que la glande androgène se développe ; Pl_1 et Pl_2 se calcifient et s'emboîtent. Chez *C. maenas* d'environ 7 mm la glande androgène devient visible ; à cette taille apparaissent également les apophyses génitales, la gouttière sur Pl_1 et les premières circonvolutions du spermiducte. Ensuite, vers une taille de 12,5 mm, la spermatogenèse s'installe, le spermiducte se différencie en régions glandulaires diversifiées, les gonopodes acquièrent leur morphologie définitive et la glande androgène forme un massif cellulaire important.

Il paraît logique d'attribuer l'ensemble des modifications qui conduisent progressivement à la maturité sexuelle, à l'activité de la glande androgène ; un tel synchronisme a déjà été signalé par Demeusy (1960).

L'organogenèse des voies génitales femelles a pu être retracée pour la première fois. Nous avons mis en évidence leur origine mésodermique dans la région reliant l'ovaire à

la spermathèque (oviducte) et ectodermique dans les régions moyenne et distale comprenant une partie plus ou moins importante de la spermathèque et le vagin. Une telle configuration des voies génitales femelles n'est pas sans rappeler celle des Insectes (cf. CHAPMAN, 1969) : une région mésodermique attenante aux gonades et une portion ectodermique terminale.

Chez les Brachyoures, l'existence de pontes successives viables, séparées par des mues mais non suivies de copulation, sont fréquemment observées (cf. CHEUNG, 1968) et posent le problème de l'exuviation et de la reconstitution des parties moyenne et terminale de l'appareil reproducteur femelle sans endommager le stockage des spermatozoïdes. Or, jusqu'à présent, il faut reconnaître qu'aucun travail approfondi n'a été consacré à ce problème encore irrésolu.

Alors qu'une structure indifférenciée persiste dans les gonades des mâles (gonies et cellules somatiques), l'ovogenèse débute plus ou moins immédiatement après la réalisation de la morphologie femelle de l'appareil génital (stade III chez *R. harrisii*, longueurs céphalothoraciques d'environ 1,5 cm chez *C. sapidus* et 1 cm chez *C. maenas*). Ensuite, la zone à gonies et ovocytes à chromosomes visibles s'individualise quand s'installe la première croissance : stade V chez *R. harrisii*, longueur céphalothoracique moyenne de 2,5 cm chez *C. sapidus*. La localisation centrale de cette zone a fait l'objet d'une explication par LAULIER (1972) lors d'une étude complète de l'ovaire de *C. maenas*. Pour cet auteur, la zone — qu'il appelle « zone germinative » sans preuves cytologiques réelles (cf. CHARNIAUX-COTTON, 1972) — serait primitivement périphérique puis deviendrait secondairement interne sous l'influence des poussées ovocytaires à différenciation centrifuge qui l'envelopperaient avec l'épithélium péri-ovarien. Bien que nous n'ayons pas observé une localisation initiale périphérique, la présence de traces de parois conjonctives réparties aux alentours de la zone font penser à un mécanisme analogue.

Si l'entrée des ovogonies en prévitellogenèse est un phénomène aisément repérable, le démarrage de la vitellogenèse l'est beaucoup moins ; aussi, en dépit des nombreuses études consacrées à cette distinction, les résultats sont encore confus. Nous rappellerons que la prévitellogenèse groupe deux types d'ovocytes : ceux à chromosomes visibles et ceux qui sont en première croissance. Ces derniers sont reconnaissables par un accroissement de la couronne cytoplasmique dès que la chromatine n'est plus identifiable dans le noyau prophasique (c'est-à-dire après le stade diacinèse).

En résumé, les grands traits de la morphogenèse sexuelle chez les Crabes Cyclométopes montrent que pendant le développement embryonnaire, larvaire et les trois premiers stades postlarvaires, la vitesse d'évolution est sensiblement la même pour toutes les espèces étudiées. Ensuite, la réalisation complète des caractères sexuels s'étend sur un nombre de stades qui varie avec les espèces.

Ont été mis en évidence :

— une période d'indifférenciation sexuelle pendant les stades embryonnaire, larvaires et le premier stade postlarvaire ;

— la première différenciation externe du sexe au stade II ;

— la différenciation des caractères sexuels internes au stade III ;

— le démarrage de l'ovogenèse au stade III pour *R. harrisii* et aux longueurs céphalothoraciques voisines de 1,5 cm pour *C. sapidus* et de 1cm pour *C. maenas* ;

— l'individualisation des glandes androgènes aux stades IV chez *R. harrisii*, VI chez *C. sapidus* et à la longueur céphalothoracique moyenne de 7,3 mm chez *C. maenas* ;

— le démarrage de la spermatogenèse au stade V pour *R. harrisii* et aux longueurs voisines de 1,9 cm pour *C. sapidus* et de 1,25 cm pour *C. maenas*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Allen, E. J., 1893. — Nephridia and body cavity of Decapod Crustacea. *Q. Jl microsc. Sci.*, **34** : 403-426.

Balesdent, M. L., 1964. — Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé Isopode). Thèse, Nancy : 1-231.

Balss, H., 1944. — Decapoda — Morphologischer Teil. *Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, **5**, 1. Abt., 7. Buch : 591-661.

Chapman, R. F., 1969. — *In* : the Insects. Structure and function. The english Universities Press LTD, London : 1-819.

Charniaux-Cotton, H., 1954. — Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **239** : 780-782.

— 1958. — Contrôle hormonal de la différenciation sexuelle chez les Crustacés Supérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **83** : 314-336.

— 1959. — Étude comparée du développement post-embryonnaire de l'appareil génital et de la glande androgène chez *Orchestia gammarella* et *Orchestia mediterranea* (Crustacés Amphipodes). Autodifférenciation ovarienne. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **84** : 105-115.

— 1964. — Endocrinologie et génétique du sexe chez les Crustacés supérieurs. *Annls Endocr.*, **25** (5) : 36-42.

— 1965. — Hormonal control of sex differentiation in Invertebrates. *In* : R. De Haan, and H. Ursprung, « Organogenesis », ed. Holt, Rinehart and Winston, N.Y. : 701-740.

— 1970. — Sexualité et activité génitale mâle chez les Crustacés supérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **95** (3) : 565-594.

— 1972. — *In* : Hormones et différenciation sexuelle chez les Invertébrés. Et. Wolff Édit., Gordon et Breach, Paris, Chap. 4 : 128-178.

Charniaux-Cotton, H., et A. Touir, 1973. — Contrôle de la prévitellogenèse et de la vitellogenèse chez la Crevette hermaphrodite *Lysmata seticaudata* Risso. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **276** : 2717-2720.

Cheung, T. S., 1968. — Trans-molt retention of sperm in the female stone Crab, *Menippe mercenaria* (Say). *Crustaceana*, **15** : 117-120.

Chiba, A., and Y. Honma, 1971. — Studies on gonad maturity in some marine invertebrates. II. — Structure of the reproductive organs of the lined shore Crab. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, **37** : 699-706.

Churchill, E. P., 1919. — Life history of the blue Crab. *Bull. Bur. Fish., Wash.*, **36** : 93-134.

Costlow, J. D., Jr, and C. G. Bookhout, 1959. — The larval development of *Callinectes sapidus* Rathbun reared in the laboratory. *Biol. Bull.*, **116** : 373-396.

Costlow, J. D., Jr, and C. G. Bookhout, 1961. — The larval stages of *Panopeus herbstii* Milne Edwards reared in the laboratory. *J. Elisha Mitchell Soc.*, **77** : 33-42.

COSTLOW, J. D, Jr, and C. G. BOOKHOUT, 1962. — The larval development of *Hepatus epheliticus* (L.) under laboratory conditions. *J. Elisha Mitchell Soc.*, **78** : 113-125.

COSTLOW, J. D, Jr, C. G. BOOKHOUT and R. J. MONROE, 1966. — Studies on the larval development of the Crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould) 1. The effect of salinity and temperature on larval development. *Physiol. Zool.*, **39** (2) : 81-100.

CRONIN, L. E., 1947. — Anatomy and histology of the male reproductive system of *Callinectes sapidus* Rathbun. *J. Morphol.*, **81** : 209-239.

DEMEUSY, N., 1958. — Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* Linné. *Archs Zool. exp. gén.*, **95** : 253-492.

— 1960. — Différenciation des voies génitales mâles du Crabe *Carcinus maenas* Linné. Rôle des pédoncules oculaires. *Cah. Biol. mar.*, **1** : 259-278.

— 1962. — Rôle de la glande de mue dans l'évolution ovarienne du Crabe *Carcinus maenas* Linné. *Cah. Biol. mar.*, **3** : 37-56.

— 1967. — Croissance relative d'un caractère sexuel externe mâle chez le Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* L. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **265** : 568-570.

— 1970. — Quelques aspects de la sexualité chez les Décapodes Brachyoures gonochoriques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **95** : 595-612.

DIAZ, H., and J. D. COSTLOW, 1972. — Larval development of *Ocypode quadrata* (Brachyura : Crustacea) under laboratory conditions. *Mar. Biol.*, **15** : 120-131.

DRACH, P., 1955. — Système endocrinien pédonculaire, durée d'intermue et vitellogenèse chez *Leander serratus* (Pennant) Crustacé Décapode. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **149** : 2079-2082.

— 1958. — Groupe de tendances évolutives chez les Brachyoures. XV[th] International Congress of Zoology, sect. II, paper 34 : 1-3.

FAGETTI, E. L., 1970. — Desarrolo larval en el laboratorio de *Homalaspis plana* (Milne-Edwards) (Crustacea Brachyura : Xanthidae). *Rev. Biol. Mar., Valparaiso*, **14** (2) : 29-49.

GRAF, F., 1958. — Developpement post-embryonnaire des gonades et des glandes androgènes d'*Orchestia cavimana* (Heller) Crustacés Amphipode. *Bull. Séanc. Soc. Sci. Nancy*, **17** : 223-261.

GURNEY, R., 1942. — Larvae of Decapod Crustacea. *Ray Soc. Publs., London*, **129** : 1-306.

HALE, H. M., 1925. — The development of two Australian sponge Crabs. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **4** : 405-413.

HARD, W. L., 1942. — Ovarian growth and ovulation in the mature blue Crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Contr. Chesapeake biol. Lab.*, **46** : 3-17.

HARTNOLL, R. G., 1968. — Morphology of the genital ducts in female Crabs. *J. Linn. Soc.* (*Zool.*), **47** : 279-300.

HOESTLANDT, H., 1948. — Recherches sur la biologie de l'*Eriocheir sinensis* en France (Crustacé, Brachyoure). *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **24** : 1-116.

HYMAN, O. W., 1920. — The development of *Gelasimus* after hatching. *J. Morph.*, **33** : 485-525.

JUCHAULT, P., 1966. — Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes. Thèse, Poitiers : 1-111.

LANG, R., 1973. — Die Ontogenese von *Maja squinado* (Crustacea Malacostraca, Decapoda, Brachyura) unter besonderer Berück sichtigung der Embryonalen Ernährung und der Entvicklung des Darmtraktes. *Zool. Jb. Anat.*, **90** : 389-449.

LAULIER, M., 1972. — Contribution à l'étude histologique et histochimique de l'ovaire du Crabe *Carcinus maenas* L. (Décapode Brachyoure). Thèse 3[e] cycle, Caen : 1-65.

LEGRAND, J. J., et A. VANDEL, 1948. — Développement postembryonnaire de la gonade chez les Isopodes terrestres normaux et intersexués. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **82** : 79-84.

LEGRAND, J. J., et P. JUCHAULT, 1972. — *In* : Hormones et différenciation sexuelle chez les Invertébrés. Et. Wolff Edit., Gordon et Breach, Paris, Chap. 5 : 179-218.

Meusy, J. J., 1972. — La gamétogenèse et la fraction protéique de l'hémolymphe spécifique du sexe femelle chez quelques Crustacés supérieurs : étude descriptive et rôle des glandes androgènes. Thèse d'État, Paris, nº AO 6583 : 165.

Meusy, J. J., H. Junera et Y. Croisille, 1971. — Recherche sur la « fraction protéique femelle » chez les Crustacés Amphipodes *Orchestia gammarella* Pallas ayant subi une inversion expérimentale du sexe. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **273** : 592-594.

Nair, K. B., 1949. — The embryology of *Caridina laevis* Heller. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **29** : 211-288.

Ong, K. S., 1966. — The early developmental stages of *Scylla serrata* Förskal (Crustacea, Portunidae) reared in the laboratory. *Indo-Pacific Fish. Council Proc.*, **11** : 135-146.

Ong, K. S., et J. D. Costlow, 1970. — The effect of salinity and temperature on the larval development of the stone Crab, *Menippe mercenaria* (Say) reared in the laboratory. *Chesapeake Sci.*, **11** (1) : 16-29.

Payen, G., 1968. — Expériences de greffes de glandes androgènes sur le Crabe *Carcinus maenas* L. a. Premiers résultats. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **266** : 1056-58.

— 1969. — Expériences de greffes de glandes androgènes chez la femelle pubère du Crabe *Rhithropanopeus harrisii* (Gould) (Crustacé, Décapode). *Ibid.*, **268** : 393-396.

— 1973. — Étude descriptive des principales étapes de la morphogenèse sexuelle chez un Crustacé Décapode à développement condensé, l'Écrevisse *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). *Ann. Embryol. Morph.*, **6** : 179-206.

Payen, G., J. D. Costlow et H. Charniaux-Cotton, 1967. — Recherches sur le rôle de la neurosécrétion dans la différenciation sexuelle du Crabe *Callinectes sapidus* Rathbun. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **264** : 2148-2151.

Payen, G., J. D. Costlow et H. Charniaux-Cotton, 1969. — Mise en évidence expérimentale de l'indépendance de la réalisation du sexe chez le Crabe *Rhithropanopeus harrisii* (Gould) à l'égard du complexe neurosécréteur organe de Hanström-glande du sinus. *Ibid.*, **269** : 1878-1881.

Payen, G., J. D. Costlow et H. Charniaux-Cotton, 1971. — Étude comparative de l'ultrastructure des glandes androgènes de Crabes normaux et pédonculectomisés pendant la vie larvaire ou après la puberté chez les espèces *Rhithropanopeus harrisii* (Gould) et *Callinectes sapidus* Rathbun. *Gen. Comp. Endocr.*, **17** : 526-542.

Poole, R. L., 1966. — A description of laboratory reared zoeae of *Cancer magister* Dana, and megalopae taken under natural conditions (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, **11** : 83-97.

Rouquette, M., 1970. — Étude du tissu ovarien chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). Premiers résultats concernant les rôles de la température et des pédoncules oculaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **95** : 233-240.

Ryan, E. P., 1967*a*. — Structure and function of the reproductive system of the Crab *Portunus sanguinolentus* (Herbst) (Brachyura, Portunidae). I. The male system. *Proc. Symp. Crustacea*, **2**, Ernakulam, 1965 : 506-521.

— 1967*b*. — Structure and function of the reproductive system of the Crab *Portunus sanguinolentus* (Herbst) (Brachyura, Portunidae). II. The female system. *Proc. Symp. Crustacea*, **2**, Ernakulam, 1965 : 522-544.

Sollaud, E., 1923. — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés Décapodes de la sous-famille des Palemonidae. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **5** : 1-234.

Shen, C. J., 1935. — An investigation of the post larval development of the shore Crab, *Carcinus maenas* with special reference to the external secondary sexual characters. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 1-33.

Shiino, S. H., 1950. — Studies on the embryonic development of *Panulirus japonicus* (von Siebold). *J. Fac. Fish. pref. Univ. Mie-Tsu.*, **1** : 1-121.

Spalding, J. F., 1942. — The nature and formation of the spermatophore and sperm plug in *Carcinus maenas*. *Q. Jl microsc. Sci.*, **183** : 399-422.

Thiriot, A., 1970. — Cycle et distribution de Crustacés planctoniques de la région de Banyuls-sur-Mer. Étude spéciale des Cladocères. Thèse, Paris : 1-308.

Truitt, R. V., 1939. — Our water resources and their conservation. *Chesapeake Biol. Lab. Pbl.*, **27** : 10-38.

Van Engel, W. A., 1958. — The blue Crab and its fishery in Chesapeake Bay. PtI. Reproduction, early development, growth and migration. U.S. fish and wildlife Service, *comml Fish. Rev.*, **20** (6) : 6-17.

Veillet, A., et F. Graf, 1965. — Inversion sexuelle et glande androgène chez quelques Crustacés. *Bull. Acad. Soc. Lorraine Sci.*, **5** : 295-308.

Vernet-Cornubert, G., 1958. — Recherches sur la sexualité du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *Archs Zool. exp. gen.*, **96** : 101-276.

Wear, R. G., 1967. — Life history studies on New Zealand Brachyura. I. Embryonic and post-embryonie development of *Pilumnus novazealandiae* Filhol, 1886, and of *P. lumpinus* Bennett, 1964 (Xanthidae, Pilumninae) *N.Z. Jl. Mar. Freshwat. Res.*, **1** : 482-535.

Weitzman, M. C., 1966. — Oogenesis in the tropical land Crab *Gecarcinus lateralis* (Freminville). *Z. Zellforsch.*, **75** : 109-119.

Weygoldt, P., 1961. — Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Dekapoden ; Embryologisehe Untersuchungen an *Palaemonetes varians* (Leach). *Zool. Jb.*, Anat., **79** : 223-270.

Williams, A. B., 1965. — Marine Decapod Crustaeeans of the Carolinas. *Fishery Bull.*, **65** (1) : 1-298.

Williamson, H. C., 1903. — On the larval and early young stages and Rate of the shore Crab (*Carcinus maenas* Leach). *Ann. Rept. Fish. Board Scotland*, **21** : 136-177.

Yang, W. T., 1971. — The larval and post-larval development of *Parthenope serrata* reared in the laboratory and the systematic position of the Parthenopinae (Crustacea, Braehyura). *Biol. Bull.*, **140** : 166-189.

Zerbib, C., 1964. — Évolution post-embryonnaire de la voie déférente chez le mâle et chez la femelle normale et masculinisée d'*Orchestia gammarella* Pallas (Crustaeé Amphipode). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **98** : 391-408.

Manuscrit déposé le 8 octobre 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 209, janv.-févr. 1974, Zoologie 139 : 201-262.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.